

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: BBI



Petra Poláková

**Vliv vybraných environmentálních a behaviorálních faktorů na
stupeň sociality u čeledi Herpestidae**

**The influence of selected environmental and behavioral factors on the degree of sociality
in the family Herpestidae**

Bakalářská práce

Školitelka: Mgr. Eva Landová, Ph.D.

Konzultant: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha, 2013

Abstrakt

Socialita promykovitých (Herpestidae) je často studovaná vlastnost. Stále ale není jasné, jaké faktory stupeň sociality modulují. Byly navrženy hypotézy o vlivu environmentálních faktorů (otevřenost a uzavřenost habitatu, teplota, precipitace). V práci jsme vliv těchto environmentálních faktorů testovali, ale neobjevili jsme žádnou souvislost. Silný vztah jsme ovšem zjistili mezi verzatilitou (ekologickou valencí) a obývaným klimatem. Socialitu by mohly ovlivňovat také reprodukční parametry (přizpůsobení ve formě větší velikosti vrhu, delší doby březosti a laktace). Objevili jsme vztahy mezi socialitou (počtem jedinců ve skupině) a délkou březosti, socialitou a délkou laktace a socialitou a velikostí vrhu. Vzhledem k tomu, že po odfiltrování fylogeneze vztah mezi velikostí vrhu a socialitou není signifikantní, a že ke zvětšení vrhu došlo pouze v jedné linii, však zvýšení velikosti vrhu považujeme nikoliv za predispozici, ale za následek přechodu k socialitě. Není jasné ani to, jaký byl ancestrální stav sociality a obývaného habitatu na bázi kladu. Obecně přijímané hypotézy naznačují, že společný předek promykovitých byl soliterní a žil v uzavřeném habitatu, ale v naší práci jsme po rekonstrukci ancestrálních stavů jako bazální stav navrhli život v habitatu otevřeném. Navrhujeme, že faktorem ovlivňujícím přechod od soliterního způsobu života k sociálnímu u promykovitých může být predace nebo limitace v dostupnosti potravy a jejím obnovování. Tyto dva faktory jsme kvůli nedostupnosti dat netestovali.

Klíčová slova: promykovití, socialita, alopARENTÁLNÍ péče, environmentální faktory, behaviorální faktory, šelmy, rekonstrukce ancestrálních stavů znaků.

Abstract

Sociality in mongooses (Herpestidae) is a frequently studied characteristic. It is not known which factors modulate the degree of sociality. There are hypotheses about influence of environmental factors (habitat openness, temperature, precipitation). In this thesis we tested the influence of these environmental factors, but we did not discover any relation. Yet we found a strong relation between versatility (ecological valence) and inhabited climate conditions. Sociality could be modified by reproductive parameters (adaptations in greater litter size, longer gestation period and longer lactation period). We discovered relations between sociality (number of individuals in a social group) and gestation period, sociality and lactation period and sociality and litter size. We used phylogenetical correlation and found that the relation between sociality and litter size is not significant. Greater litter size occurs in only one phylogenetical line; hence we consider greater litter size to be not a predisposition, but a result of transition to sociality. It is also not clear what is the ancestral state of sociality and used habitat on the base of the clade. Hypotheses say that the common ancestor of the mongooses was solitary and lived in a closed habitat, but based on our ancestral states reconstruction

we suggest that the base state is living in an opened habitat. We propose that the factor influencing the transfer from solitary to social living in mongooses could be predation or limitation in food availability and renewability. These factors couldn't be studied because of unavailability of data.

Key words: mongooses, sociality, alloparental care, environmental factors, behavioral factors, carnivores, ancestral states reconstruction.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce, ani žádná její část, nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 17. 5. 2013

Podpis autorky práce

Poděkování

Úvodem bych ráda poděkovala Mgr. Evě Landové, Ph.D, vedoucí mé bakalářské práce, za odborné vedení, pomoc při hledání literatury, připomínky a rady při psaní a trpělivost při zodpovídání dotazů a čtení práce. Poděkování patří i konzultantu práce, doc. RNDr. Danielu Fryntovi, Ph.D., za připomínky týkající se odborných témat a pomoc při analyzování dat v programech Compare, Mesquite a Statistica.

Bc. Lucii Marhounové a Bc. Michaelu Kotykoví děkuji za cenné rady a pomoc při práci s programem Mesquite.

V neposlední řadě patří můj dík mé rodině za snahu vytvořit mi co nejoptimálnější podmínky pro psaní práce. Všem svým blízkým a přátelům, jmenovitě pak své matce, ing. Jitce Vavřinové, a svému příteli, Pavlu Frýdlovi, děkuji za ochotu mě poslouchat, a za zvědavé dotazy, které mě často přiměly nahlédnout na problém jinak.

Obsah práce

1. ÚVOD A CÍLE	1
2. ZÁKLADNÍ EKOLOGICKÉ A SOCIÁLNÍ CHARAKTERISTIKY PROMYKOVITÝCH A VYBRANÝCH PŘÍBUZNÝCH ČELEDÍ	6
2.1. VYBRANÉ PŘÍBUZNÉ ČELEDI	6
2.2. FYLOGENEZE A SOCIALITA U PROMYKOVITÝCH (HERPESTIDAE)	7
2.2.1. Fylogeneze promykovitých	7
2.2.2. Socialita u promykovitých	7
2.2.2.1. Hypotézy o původu a výhodách sociality u promykovitých	8
2.2.2.2. Druhové charakteristiky a rozdíly v socialitě u promykovitých	9
2.2.2.3. Socialita u surikaty (<i>Suricata suricatta</i>)	10
2.2.2.4. Socialita u ostatních druhů podčeledi <i>Mungotinae</i>	11
2.2.2.5. Socialita u mangusty liščí (<i>Cynictis penicillata</i>)	13
2.2.2.6. Porovnání behaviorálních charakteristik u vybraných druhů	14
2.3. REPRODUKČNÍ PARAMETRY A ALOPARENTÁLNÍ PÉČE (HELPING)	16
2.3.1. Reprodukce promykovitých	16
2.3.2. AlopARENTÁLNÍ péče	17
2.3.2.1. Význam alopARENTÁLNÍ péče	18
2.3.2.2. Náklady alopARENTÁLNÍ péče a její vliv na fitness a přežívání mláďat	18
2.3.3. Porovnání reprodukčních parametrů a alopARENTÁLNÍ péče u vybraných druhů	19
2.3.3.1. Druhy <i>Suricata suricatta</i> a <i>Cynictis penicillata</i>	19
2.3.3.2. Druh <i>Suricata suricatta</i> a rod <i>Crossarchus</i>	19
2.3.3.3. Sociální vs. solitérní druhy	20
3. RIZIKO PREDACE A 'NEBEZPEČNOST' HABITATU	21
3.1. KVANTIFIKACE PREDÁČNÍHO RIZIKA	21
4. REKONSTRUKCE FYLOGENETICKÝCH VZTAHŮ A ANCESTRÁLNÍCH STAVŮ BEHAVIORÁLNÍCH CHARAKTERISTIK A URČENÍ Vlivu VYBRANÝCH ENVIRONMENTÁLNÍCH A BEHAVIORÁLNÍCH FAKTORŮ NA STUPEŇ SOCIALITY	22
4.1. REKONSTRUKCE FYLOGENETICKÝCH VZTAHŮ VYBRANÝCH ČELEDÍ	22
4.1.1. Rekonstrukce ancestrálních stavů behaviorálních charakteristik	22
4.2. Vliv VYBRANÝCH ENVIRONMENTÁLNÍCH A BEHAVIORÁLNÍCH FAKTORŮ NA STUPEŇ SOCIALITY U ČELEDI HERPESTIDAE	24
4.2.1. Určení charakteristik obývaných habitatů	24
4.2.1.1. Určení obývaných klimatických podmínek	24
4.2.1.2. Rozdělení faktorů charakterizujících habitaty obývané promykovitými	25
4.2.1.3. Určení typů habitatů podle uzavřenosti a otevřenosti	26
4.2.2. Faktory ovlivňující stupeň sociality u promykovitých	26
4.2.2.1. Proměnné související s environmentálními faktory	26
4.2.2.2. Proměnné (vybrané reprodukční parametry) související se socialitou	27
4.2.3. Fylogenetická analýza v programu Compare	28
4.2.4. Závislost sociality na vybraných faktorech testovaná Pagelovou analýzou	28
4.3. DISKUZE	29
5. ZÁVĚR	33
7. POUŽITÉ ZDROJE	34
6. PŘÍLOHY	39

1. Úvod a cíle

Sociální organizace žijících skupin savců je velmi rozmanitá. Existují druhy solitérní, žijící v páru (popřípadě s mláďaty), nebo druhy velmi sociální s příbuznými i nepříbuznými pomocníky (helpers). Evoluce a udržení sociality u šelem (Carnivora), řádu, v jehož rámci je většina čeledí solitérní, bývá vysvětlována pěti faktory: (1) vysokou abundancí a obnovitelností kořisti; (2) omezeními disperze a výhodami filopatrie; (3) usnadněným získáváním a ubráněním zdrojů; (4) posílenou antipredační obranou; a (5) aloporentální péčí ((Creel et al. 1995) v (Gusset 2007)). Tyto faktory lze také rozdělit na ekologické (exogenní, dané prostředím, tzv. extrinzní) a behaviorální (endogenní, vlastní živočichům, tzv. intrinzní).

Stupeň sociality může být modulován různými exogenními environmentálními faktory. (1) Socialita může být ovlivněna typem habitatu anebo faktory působícími na úživnost prostředí, např. precipitace či teplota (Adrian and Sachser 2011). Například Taraborelli and Moreno (2009) u morčátek jižních *Microcavia australis* prokázali růst velikosti skupiny a počtu dospělců ve skupině v oblastech s náročnějšími klimatickými podmínkami, ale naproti tomu Johnson et al. (2002) u jezevců lesních *Meles meles* v Evropě korelaci mezi velikostí skupiny a podmínkami prostředí neprokázali. (2) S typem habitatu úzce souvisí vliv úživnosti prostředí na socialitu, ovlivňující především velikost teritoria. Dobson et al. (2010) testovali předpoklad, že příliš velké domovské okrsky v prostředí s nízkou úživností způsobují nízkou denzitu samic, a tím i vynucenou monogamii (Emlen and Oring 1977), ale jejich výsledky tuto hypotézu nepodpořily. Úživnost prostředí se odráží v dalších behaviorálních parametrech, jako je doba nutná pro shánění potravy (Nel and Kok 1999). Kruuk a Parish (1982) u jezevců lesních ve Velké Británii zjistili, že se velikost teritoria zvětšuje při nízké abundanci jejich tamní hlavní kořisti, žížaly obecné *Lumbricus terrestris* (Kruuk 1978), kvůli čemuž musí potravu shánět delší dobu. (3) Stupeň sociality může modulovat predací tlak daný nebezpečností prostředí, která se odráží především v mortalitě dospělců a mláďat způsobené predací, nebo investicemi do antipredačního chování (Nel and Kok 1999).

Endogenních (intrinzních) faktorů ovlivňujících stupeň sociality může být také několik. (1) Ebensperger a Blumstein (2006) zkoumali vliv velikosti těla na socialitu u hlodavců a zjistili pozitivní vztah mezi hmotností a shlukováním se do skupin. Tento vztah byl vysvětlován snazší detekovatelností druhů s vyšší průměrnou hmotností predátorem. (2) Aktivita může být dalším faktorem souvisejícím se socialitou. Ebensperger a Blumstein (2006) ukázali tendenci k vytváření skupin u hlodavců vykazujících denní aktivitu; tato tendence je pravděpodobně způsobena vyšším rizikem predace u druhů aktivních ve dne. (3) Dalšími faktory přispívajícími pozitivně k vyššímu stupni sociality jsou potenciál pro přenos informací a sociální učení (MacDonald 1983) nebo (4) vzorce aloporentálního chování (MacDonald 1983).

Je důležité uvědomit si možné interakce mezi působením faktorů prostředí a odpovědí jedince. Předpokládáme, že savci jsou evolučními přizpůsobeními schopni reagovat na změny

environmentálních faktorů změnami sociálních systému (viz např. Dobson et al. (2010), Ebensperger et al. (2012), Silk (2007)). Savci mohou reagovat na podstatné změny prostředí (1) celkovou změnou sociální struktury, pro což svědčí přechody mezi různými stupni sociality, u druhů obývajících různé prostředí ((Brashares and Arcese 2002), (Taraborelli and Moreno 2009)); nebo (2) mohou reagovat dílčími změnami tvořícími předpoklady pro vznik sociality, např. fyziologickými přizpůsobeními jako je délka březosti a laktace či velikost a počet mláďat ve vrhu. (Pro informace o vztahu mezi reprodukčními parametry a socialitou u savců (sociální druhy mívají vyšší počet mláďat než druhy solitérní), viz review Silk (2007)). Nepříznivé vlivy prostředí mohou také kompenzovat zvýšenou parentální a alopentální péčí (helpingem) (MacDonald 1983).

Vztah ekologických faktorů a sociality byl u savců studován mnohokrát s různými výsledky. Typickým příkladem je hypotéza navrhuující tvorbu sociálních skupin v odpověď na predáční tlak, jelikož se riziko predace *per capita* ve větších skupinách snižuje (Alexander 1974). Ebensperger a Cofré (2001) u dikobrazočelistných hlodavců (Rodentia: Hystriognatha) zjistili, že otevřený habitat, v němž bývá zvýšené riziko predace, s velikostí societ nesouvisí, a hypotéza tedy potvrzena nebyla. Oproti tomu Clutton-Brock et al. (1999a) u surikat hypotézu o vztahu mezi velikostí skupin a predáčním rizikem potvrdili. Některé studie, např. Leonard et al. (1989) u slípky zelenonohé *Gallinula chloropus*, mezi počtem jedinců ve skupině a přežíváním dokonce nezjistily žádný vztah. Další nejasný vztah je mezi socialitou a klimatickými podmínkami obývaného habitatu. Tyto dvě charakteristiky jsou u savců propojeny přes limitovanou disperzi potomků a limitované nezávislé množení. Socialita může být upřednostněna v mírných, sezónně chladnějších habitatech, protože čas potřebný k dosažení pohlavní dospělosti a disperzi potomků je v poměru k období dostatku potravy v habitatu kupodivu delší, jak uvádí Barash (1974) v Ebensperger et al. (2012). Na druhou stranu ale mohou socialitu zvýhodňovat podmínky aridní, které limitují možnosti disperze (Jarvis et al. 1994) nebo redukují agresí, a tím zvyšují sociální toleranci (Ganem and Nevo 1996).

V této práci jsou kladeny dvě obecné otázky, a to zejména, zda (1) je evoluce sociality u čeledi promyskovitých svázaná nejtěsněji s fylogenezí, nebo (2) zda je vliv fylogeneze u promyskovitých menší než vliv ekologických faktorů, které byly pro evoluci sociality zásadní, a proto mají druhy obývající podobné podmínky podobnou sociální strukturu. Pro účely rekonstrukce ancestrálních stavů sociality a vybraných ekologických faktorů (obývaný habitat, klimatické podmínky v obývaném habitatu) bylo zahrnuto 14 druhů dalších příbuzných čeledí (linsangové (Prionodontidae), hyeny (Hyaenidae) a madagaskarské šelmy (Eupleridae) (Agnarsson et al. 2010)) jako vhodné outgroups.

Cílem práce je zrekonstruovat sociální vztahy v rámci vybraných čeledí a zjistit, které faktory mohou socialitu ovlivňovat. Testovanými faktory jsou faktory environmentální (otevřenost habitatu, precipitace, teplota) a sociální (kvantitativní, jako je počet zvířat ve skupině nebo velikost teritoria, a kvalitativní, což je interpretace stupně sociality, přičemž počet jedinců nemusí vyjadřovat propojenost ve skupině).

I. Srovnání různých typů sociality. Kvalitativně z pohledu sociality byly blíže zkoumány dvě dvojice rodů promykovitých. Dvojice *Suricata* a *Cynictis* patří do odlišných podčeledí, ale vykazuje stejný sociální systém a obývá stejný habitat. Rozdíly jsou i v lovecké strategii: zatímco *Suricata* je obligátní skupinový lovec, *Cynictis* shání potravu samostatně. Oproti tomu dvojice blíže příbuzných rodů *Suricata* a *Crossarchus* z podčeledí Mungotinae obývá velmi odlišné podmínky (*Suricata* otevřené savany a polopouště a *Crossarchus* husté vlhké lesy) a vykazuje sociální uspořádání.

II. Kvalitativní srovnání sociálních a nesociálních druhů. Druh surikata *Suricata suricatta* je nejznámějším, a tedy nejprozkoumanějším druhem celé čeledi, proto jsme se rozhodli porovnat tento velmi sociální druh s jinými, méně sociálními i nesociálními, druhy promykovitých. Srovnávány jsou behaviorální charakteristiky (velikost skupiny, alopentální péče), habitatové nároky (otevřenost a uzavřenost habitatu související s predáčním rizikem prostředí) a reprodukční parametry (velikost vrhu, délka březosti, délka laktace).

Skupina promykovitých s různými typy sociality a známými ekologickými nároky je vhodným modelem pro studium vztahů mezi socialitou a environmentálními faktory se zdůrazněním fylogenetického aspektu. Zkoumáním vnitroskupinových vztahů a testováním původu sociality ve skupině se nejrecentněji věnoval tým Géraldine Veron (Veron et al. 2004). Fylogeneze byla rekonstruována s použitím sekvence genu pro cytochrom *b*. Souvislost mezi fylogenetickými vztahy a socialitou byla analyzována pro 17 druhů promykovitých (*Atilax paludinosus*, *Crossarchus alexandri*, *C. obscurus*, *Cynictis penicillata*, *Galerella pulverulenta*, *G. sanguinea*, *Helogale hirtula*, *H. parvula*, *Herpestes edwardsii*, *H. ichneumon*, *H. javanicus*, *Ichneumia albicauda*, *Liberiictis kuhni*, *Mungos mungo*, *Rhynchogale melleri*, *Suricata suricatta*, *Herpestes* (dnes *Xenogale*) *naso*) a 12 druhů outgroups (madagaskarské šelmy (Eupleridae) – 2 druhy, cibetkovití (Viverridae) – 3 druhy, linsangové (Prionodontidae) – 1 druh, nandinie (Nandiniidae) – 1 druh, hyeny (Hyaenidae) – 2 druhy, a kočkovití (Felidae) – 3 druhy). Z literatury bylo vybráno sedm behaviorálních charakteristik: (1) aktivita: denní/noční; (2) habitat: les nebo hustá vegetace/otevřený nebo polootevřený; (3) skupinové shánění potravy (obligátní): popsáno jako přítomné, když bylo u druhu pozorováno vždy; druhy, které častěji shání potravu samy, za skupinové lovce považovány nejsou; (4) socialita: druhy jsou považovány za sociální, pokud žijí ve stabilních kohezních skupinách obsahujících více než jednoho dospělého samce a jednu dospělou samici; (5) sociální antipredační chování: rozděleno do dvou charakteristik: (i) varovné volání: když je spatřen predátor, varovné volání způsobí útěk a schování skupiny; a (ii) seskupování: členové skupiny utvoří těsné seskupení a často se postaví, zatímco se přibližují k predátoru, což často způsobí jeho ústup; a (6) alopentální chování ('babysitting'): jiní členové skupiny než rodiče se také starají o mláďata. Sedm eko-etologických dat bylo zakódováno do tabulky a šest etologických charakteristik (aktivita, skupinové shánění potravy, socialita, varovné volání, seskupování a péče o mláďata) bylo zahrnuto do kombinované analýzy s daty cytochromu *b*. Podle použitých metod byly jako ancestrální charakteristiky u kladu

promykovitých určeny následující stavy: život v uzavřeném habitatu (les) a absence sociálního chování (bez skupin nad jeden pár, bez varovného volání, bez shlukování, bez hlídání mláďat). Výsledky týkající se období aktivity byly vcelku překvapivé: zatímco skupina šelem byla považována za ancestrálně noční ((Savage 1978) v (Veron et al. 2004)), studie ukázala spíše denní aktivitu.

Oproti práci Veron et al. (2004) naše práce analyzuje behaviorální charakteristiky více druhů čeledi promykovitých (celkem 34) a některé odlišné behaviorální charakteristiky (společně: otevřenost habitatu (otevřený/uzavřený), aktivita (noční/denní), stupeň sociality (sociální (skupiny tvořeny více než dvěma dospělými jedinci odlišného pohlaví)/solitérní), společné shánění potravy (přítomno/nepřítomno), alopARENTÁLNÍ péče (hlídání, čištění, krmení mláďat, hra s nimi, péče o ně (přítomna/nepřítomna), navíc: minimální/maximální velikost skupiny, helpři (chybí/jen příbuzní jedinci/i nepříbuzní jedinci), počet množících se párů ve skupině (jeden/více), minimální/maximální velikost vrhu, hmotnost dospělého, hmotnost mláděte, délka březosti, délka laktace)). Navíc testujeme také více extrinzních faktorů: kromě otevřenosti habitatu také klimatické podmínky (průměrnou teplotu a precipitaci) obývaného habitatu a verzatilitu.

Obecné cíle práce:

1. Prozkoumat, zda je socialita adaptivní, a zda je variabilita v typech chování nejvíce ovlivňujících fitness, jako je reprodukční zdatnost (např. velikost vrhu) a potencionální riziko predace, určující pro stupeň sociality u promykovitých a případně dalších vybraných čeledí (Prionodontidae, Hyaenidae, Eupleridae).
2. Interpretovat vliv vybraných intrinzních (velikost vrhu, hmotnost dospělých jedinců) a extrinzních faktorů (otevřenost habitatu, klimatické podmínky obývané oblasti) na stupeň sociality.
3. Zjistit, do jaké míry je stupeň sociality a využití specifického habitatu svázáno s fylogenezí vybraných skupin.
4. Kvalitativně porovnat typ sociality vybraných druhů surikata *Suricata suricatta* a mangusta liščí *Cynictis penicillata*, které jsou obě sociální a pochází z různých fylogenetických linií (Veron et al. 2004), surikata *Suricata suricatta* druhu a rodu *Crossarchus*, kteří patří do stejné fylogenetické linie, ale obývají rozdílné habitaty, a druhu surikata *Suricata suricatta* a ostatních zástupců podčeledi Mungotinae.

Specifické cíle práce:

1. z dostupné literatury shrnout informace o základních behaviorálních (stupeň sociality, aktivita) a ekologických charakteristikách (obývaný habitat) vybraných čeledí a shrnout a zpřehlednit je v tabulce;
2. podle dostupných zdrojů kvantifikovat velikost predčního rizika v závislosti na obývaném habitatu;
3. statistickými metodami zjistit, zda klimatické podmínky v obývaném habitatu vysvětlují variaci ve stupni sociality;

4. a) podle výsledků statistických analýz navrhnout hypotézu vysvětlující vztah mezi typem habitatu a stupněm sociality u promykovitých;
b) z dostupných dat zrekonstruovat fylogenezi vybraných čeledí a odvodit z ní ancestrální stavy pro socialitu a obývaný habitat;
5. intelektuálně posoudit kvalitativní rozdíly behaviorálních charakteristik (velikost skupiny, alopARENTÁLNÍ péče), habitatových nároků (otevřenost a uzavřenost habitatu související s predáčním rizikem prostředí) a reprodukčních parametrů (velikost vrhu, délka březosti, délka laktace)
a) u vybraných druhů promykovitých surikaty *Suricata suricatta* a mangusty liščí *Cynictis penicillata* a u druhu surikata *S. suricatta* a rodu *Crossarchus*;
b) u velmi sociálního druhu surikata *Suricata suricatta* a ostatních (obvykle méně sociálních) druhů v rámci podčeledi Mungotinae;
6. intelektuálně posoudit kvalitativní rozdíly habitatových nároků (otevřenost a uzavřenost habitatu související s predáčním rizikem prostředí) a reprodukčních parametrů (velikost vrhu, délka březosti, délka laktace) u sociálních a solitérních druhů v rámci čeledi promykovitých.

2. Základní ekologické a sociální charakteristiky promykovitých a vybraných příbuzných čeledí

2.1. Vybrané příbuzné čeledi

Promykovití (Herpestidae) jsou šelmy relativně uniformní morfologie a malé velikosti. Měří 34-154 cm. Mají protáhlý obličej a tělo, krátké nohy, malé kulaté uši a dlouhý zašpičatělý ocas. Vyskytují se v tropických oblastech Asie, Afriky, Středního Východu a jižní Evropy. Obývají širokou škálu habitatů od otevřených (pouště, savany, pastviny) po uzavřené lesy. Žijí v nížinách i horských oblastech. V dnešní době žije 34 druhů v 15 rodech. Na základě morfologických a molekulárních dat jsou rozlišované dvě podčeledi – Herpestinae a Mungotinae. Promykovití jsou primárně masožraví, ale jejich potravní strategie jsou velmi variabilní. Živí se hlavně bezobratlými a malými obratlovci (hlodavci, malými plazy, žábami, ropuchami). V závislosti na druhu vykazují denní, noční i soumravnou aktivitu a jsou sociální i solitérní (Wilson et al. 2009).

Příbuzná linie linsangové (Prionodontidae) jsou malí savci morfologicky podobní ženetkám (rod *Genetta*). Měří 61-84,9 cm. Mají špičatý čenich, dlouhý krk a ocas téměř stejné délky jako zbytek těla. Srst je skvrnitá s několika proužky na šíji. Vyskytují se v jihozápadní Asii v mlžných a stálezelených lesích do výšky až 2700 m. V současné době se rozlišují dva druhy spadající do jednoho rodu. Linsangové jsou primárně masožraví, živí se hlodavci, žábami, ještěrkami, hady, malými ptáky, šváby, a někdy i mršinami. Žijí skrytým, nočním a solitérním způsobem života (Wilson et al. 2009).

Další vybranou outgroup jsou hyenovití (Hyaenidae). Hyenovití jsou středně velcí až velcí savci měřící 85-185 cm. Mají relativně velké kulaté až zašpičatělé uši, velmi silné žvýkácké svaly a dlouhé zadní končetiny. Vyskytují se v Africe a na Středním Východě po Indii v savanách, semiaridních a pouštních oblastech i na okrajích lesů v tropickém i temperátním pásu. Rozlišujeme čtyři rody a čtyři druhy. Většinou jsou noční, ale někdy vykazují i soumravnou a za určitých podmínek i denní aktivitu. Zabírají tři různé potravní niky: jeden druh je insektivorní (hyenka hřivnatá *Proteles cristata*), dva hlavně mrchožravé (hyena žíhaná *Hyaena hyaena*, hyena čabráková *Parahyaena brunea*) a jeden loví živou kořist (hyena skvrnitá *Crocuta crocuta*). Jsou sociální i solitérní, jeden druh žije v párech (Wilson et al. 2009).

Poslední čeleď vybraná jako outgroup jsou šelmy madagaskarské (Eupleridae). Jsou to malé až středně velké šelmy měřící 51-150 cm. Charakterizuje je protáhlé tělo, ale tělní externity jsou velmi variabilní: hlava bývá protáhlá a ostře řezaná i kulatá a plochá, nohy dlouhé i krátké. Přirozeně se vyskytují na Madagaskaru v lesních oblastech (suchých opadavých, tropických i horských lesích), polopouštích i nad hranicí lesa. Rozlišujeme osm druhů v sedmi rodech. Většina druhů je masožravá, ale některé se živí i rostlinnou potravou nebo mrchožravě. Vykazují noční i denní aktivitu a dva druhy jsou sociální (Wilson et al. 2009).

2.2. *Fylogeneze a socialita u promykovitých (Herpestidae)*

2.2.1. *Fylogeneze promykovitých*

Z 34 rozlišovaných druhů se 11 řadí do podčeledi Mungotinae (sociální promyky živící se hlavně hmyzem) a 23 do Herpestinae (hlavně solitérní promyky lovcí primárně bezobratlé a malé obratlovce) (Wilson et al. 2009) (viz Fig. 1, Přílohy Tab. 3). Fylogenetické vztahy mezi promykovitými bývaly v minulosti studovány na základě morfologických vlastností, karyologických dat a allozymů a v současné době i užitím sekvenování DNA (Veron et al. 2004). Nejrecentnější fylogenetická studie byla provedena týmem Marie-Lilith Patou (Patou et al. 2009). Podle této studie pravé sociální promyky tvoří monofyletickou skupinu zahrnující surikatu *Suricata suricatta* a sesterské druhy ostatních rodů (*Crossarchus*, *Helogale*, *Liberiictis*, *Mungos*). Monofylii tohoto kladu podporují také sdílené etologické charakteristiky, z nichž některé (socialita, shánění potravy ve skupinách, varovné volání, babysitting) poskytují vhodné synapomorfie (Veron et al. 2004). Ve studii Patou et al. (2009) byl silně podpořen sesterský vztah mezi mangustou liberijskou *Liberiictis kuhni* a mangustou žíhanou *Mungos mungo*, tyto dva druhy dohromady tvoří sesterskou skupinu rodů *Crossarchus* a *Helogale*. Monofylie rodů *Crossarchus* a *Helogale* byla silně podpořena, stejně jako jejich sesterský vztah. Bylo také odhaleno hlavní rozdělení mezi solitérními promykami na dva klady: klad (*Ichneumia*, *Cynictis*, *Paracynictis*, *Rhynchogale*, *Bdeogale*, *Galerella* a promyka ichneumon *Herpestes ichneumon*) a klad (asijské promyky (rod *Herpestes* bez *H. ichneumon* a *H.* (dnes *Xenogale*) *naso*, promyka bažinná *Atilax paludinosus* a promyka nosatá *Herpestes* (dnes *Xenogale*) *naso*). Byla potvrzena hypotéza, že rod *Herpestes* je parafyletický (Veron et al. 2004). Dva africké druhy (promyka ichneumon *Herpestes ichneumon* a promyka nosatá *Herpestes* (dnes *Xenogale*) *naso*) a monofyletický klad asijských druhů totiž patří do tří odlišných linií (Patou et al. 2009) (viz Fig. 1).

2.2.2. *Socialita u promykovitých*

Předek promykovitých byl pravděpodobně solitérní (Veron et al. 2004) a vykazoval noční aktivitu ((Rood 1983) v (Veron et al. 2004)), ovšem výsledky Veron et al. (2004) podpořily aktivitu denní. Místo původu promykovitých zůstává nejasné. Zatímco fylogenetické uspořádání získané studií Patou et al. (2009) mohlo ukazovat k africkému původu, nejstarší známá fosilie promyky datovaná do raně-středního miocénu (asi před 18 miliony let) byla popsána z evropského naleziště ((Roth 1988) v (Patou et al. 2009)). Čeleď je pravděpodobně raně miocénního původu (21,8 mil. let \pm 3,6 S.E.). Dvě hlavní linie (solitérní a sociální promyky) divergovaly téměř synchronně v raném miocénu (18,5 mil. let \pm 3,3, resp. 19,1 mil. let \pm 3,5) (Patou et al. 2009) a sociální behaviorální znaky se objevily už na bázi sociálního kladu (Veron et al. 2004).

Faktorem ovlivňujícím stupeň sociality u promykovitých by mohla být jejich potravní strategie ((Rood 1986) v (Veron et al. 2004)). Denzita malých obratlovců je obvykle k uživení skupiny promykovitých nedostatečná. Malí obratlovci jsou navíc obvykle pohybliví a citliví vůči vyrušení. Jedinci shánějící potravu samostatně jsou tedy schopni ulovit kořist s větší pravděpodobností než

skupina, protože ji nevyplaší. Socialita je obvyklejší u druhů, v jejichž jídelníčku převažuje hlavně bezobratlá kořist. Bezobratlí živočichové jsou méně vnímaví vůči svému okolí a ani skupina shánějící potravu nevyruší. Rychlost obnovení populace bezobratlé kořisti v oblasti vystavené útokům promykovitých je oproti rychlosti obnovení populace obratlovců relativně vysoká (Wilson et al. 2009).

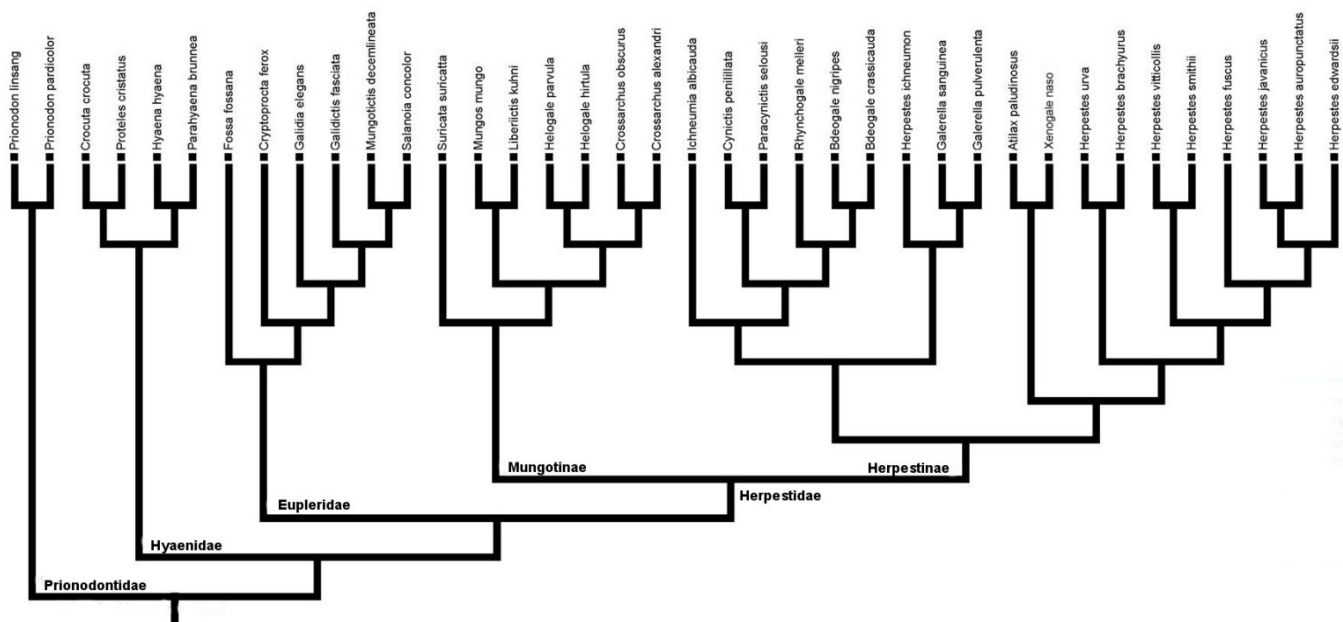


Fig. 1: Rekonstrukce fylogenetických vztahů v rámci čeledí Prionodontidae, Hyaenidae, Eupleridae a Herpestidae v programu Mesquite 2.74. Čeleď Herpestidae dělena na podčeleď Mungotinae a Herpestinae. Pro čeleď Herpestidae upraveno podle Patou et al. (2009), pro čeledi Prionodontidae, Hyaenidae a Eupleridae upraveno podle Agnarsson et al. (2010). Metoda Bayesovy analýzy kombinovaných matic.

2.2.2.1. Hypotézy o původu a výhodách sociality u promykovitých

Původ sociality u promykovitých bývá vysvětlován několika selekčními tlaky: (1) Snadná dostupnost a vysoká rychlost obnovování bezobratlé kořisti, která tvoří hlavní složku potravy promykovitých, mohla snížit náklady na život ve skupině. Vysoký stupeň shlukování hmyzu byl pravděpodobně způsoben radiací sudokopytníků ve stepích a savanách ((Rood 1986) v (Veron et al. 2004)), jejichž plocha se kvůli dramatickým poklesům teplot rozšířila během pozdního miocénu a pliocénu ('t Mannetje 2007). Radiace kopytníků mohla mít příznivý vliv na vznik insektivorie a sociality u malých insektivorních šelem. I dnes můžeme pozorovat, že velká stáda kopytníků tvoří velké množství trusu, ke kterému se shlukuje hmyz, který tvoří podstatnou část jídelníčku promykovitých. Hojnost potravy pak mohla být příčinou usnadnění tvorby skupin u této čeledi ((Rood 1986) v (Veron et al. 2004)). (2) Nadbytek nor vytvořených jinými zvířaty poskytujících vhodný úkryt mohl umožnit vznik společných doupat u afrických druhů promykovitých ((Rood 1986) v (Veron et al. 2004)). (3) Riziko predace v otevřených či fragmentovaných habitatech, které jsou více vystavené predaci než habitáty uzavřené (Andrén et al. 1985), mohlo vést k tendenci shlukovat se do větších skupin ((Rood 1986) v (Veron et al. 2004)), neboť vyšší populační hustota snižuje potenciální predací tlak na každého jedince ((Pulliam and Caraco 1984) v (Krause and Godin 1995)).

Existují hypotézy, že sociální způsob života promykovitých má pro jedince ve skupině několik výhod: (1) snížené riziko predace (Alexander 1974); (2) snížené náklady na tvorbu nor a doupat (Ebensperger and Blumstein 2006); (3) obrana proti infanticidě zapříčiněné interakcemi mezi skupinami (Manning et al. 1995); (4) usnadněný přístup ke zdrojům (Hayes 2000); a (5) snížené náklady na termoregulaci ((Madison 1984) v (Ebensperger 2001)). Na druhou stranu se ale v societách snáze šíří patogeny a paraziti (Alexander 1974) a je zvýšena úroveň kompetice o přístup ke zdrojům (Silk 2007) a úroveň infanticidy v rámci skupiny ((Hoogland 1995) v (Ebensperger et al. 2012)). Savci, kteří vychovávají mláďata společně nebo žijí ve velkých skupinách, mohou čelit navýšeným nákladům na laktaci kvůli 'krádežím mléka' (McCracken 1984) a pseudo-vertikálnímu přenosu patogenů během alolaktace (Roulin and Heeb 1999).

2.2.2.2. Druhé charakteristiky a rozdíly v sociálnosti u promykovitých

Tři druhy podčeledi Mungotinae (*Suricata suricatta*, *Mungos mungo* a *Helogale parvula*) jsou plně sociální (pravidelně společně tvoří nory a shání potravu). Čtyři druhy rodu *Crossarchus*, a další čtyři druhy (*Dologale dybowskii*, *Helogale hirtula*, *Mungos gambianus* a *Liberiictis kuhni*) jsou pravděpodobně také plně sociální, ale vědecká dokumentace je neúplná nebo úplně chybí (Wilson et al. 2009). Z podčeledi Herpestinae je sociální pouze druh *Cynictis penicillata* (Veron et al. 2004).

Sociální promyky bývají menší (váha dospělců <2 kg s výjimkou mangusty liberijské *Liberiictis kuhni*, která může vážit až 2,3 kg (Wilson et al. 2009)), denní a primárně insektivní ((Rood 1986) v (Veron et al. 2004)). Kromě rodů *Crossarchus* a *Liberiictis* obývají otevřené habitaty (Veron et al. 2004). Solitérní druhy jsou větší (váha dospělce >2 kg ((Rood 1986) v (Veron et al. 2004))) s výjimkou mangusty černonohé *Bdeogale nigripes* (váha dospělce do 2 kg), mangusty stepní *Dologale dybowskii* (pod 1 kg), promyky zlaté *Herpestes auropunctatus* (pod 1 kg), promyky malé *Herpestes javanicus* (do 1 kg) a rodu *Galerella* (obvykle do 1 kg) (Wilson et al. 2009)). U rodů *Herpestes* a *Galerella* jsou ekologické charakteristiky variabilní (rod *Herpestes* je kromě promyky hnědé *H. fuscus* denní (Wilson et al. 2009), rod *Galerella* je denní celý ((Veron et al. 2004), (Wilson et al. 2009))); promyka rezavá *Galerella ochracea* je primárně insektivní, promyka šedá *Galerella pulverulenta* se živí primárně malými obratlovci a promyka červená *Galerella sanguinea* malými savci a bezobratlými (Wilson et al. 2009)), ale zbytek solitérních druhů je noční a živí se bezobratlými ((Rood 1986) v (Veron et al. 2004)). Ukázalo se také, že potravní strategie v rámci druhu se liší v závislosti na místě výskytu a ročním období (např. u promyky šedé *Galerella pulverulenta* ((Cavallini and Nel 1990) v (Veron et al. 2004)) nebo promyky malé *Herpestes javanicus*, u níž byl zjištěn i tzv. posun znaků a konkurenční uvolnění týkající se velikosti zubů (Simberloff et al. 2000)).

Sociální druhy žijí ve společných doupatech, ve skupině shání potravu, sdílí a brání společné teritorium a některé kooperují při mnoha různých činnostech (hlídání a zaopatřování mláďat (Doolan and Macdonald 1999), péče o zraněné jedince ((Rasa 1976) v (MacDonald 1983)), zastrasování predátorů (Graw and Manser 2007), obrana teritoria a členů skupiny (Clutton-Brock et al. 1999a),

značkování domovského okrsku (Earle 1981)). Solitérní druhy se do skupin neshlukují, jediné delší období soužití je vztah mezi matkou a mládětem. Toto období trvá jen několik měsíců (Wilson et al. 2009). Současné studie ale odhalily komplexnější sociální systémy a kontakty i mezi jedinci druhů považovaných původně za solitérní. Např. mangusta liščí *Cynictis penicillata* je semi-sociální, jedinci sdílí společné nory, ale loví samostatně (Cavallini 1993a). Promyky červené *Galerella sanguinea* (Rood 1989), promyky šedé *Galerella pulverulenta* (Cavallini and Nel 1995), mangusty abuvudan *Ichneumia albicauda* (Waser and Waser 1985) nebo promyky malé *Herpestes javanicus* (Hays and Conant 2003) se v některých populacích shlukují v semi-sociální skupiny, ve kterých samci někdy tvoří samčí koalice. Promyka ichneumon *Herpestes ichneumon* je občas k vidění v malých skupinách tvořených jedinci různého pohlaví ((Ben Yaacov and Yom-Tov 1983) v (Veron et al. 2004)).

2.2.2.3. Socialita u surikaty (*Suricata suricatta*)

Surikaty jsou řazeny do podčeledi Mungotinae (Veron et al. 2004). Žijí v sociálních skupinách tvořených dvěma až třiceti jedinci (Russell et al. 2002) (průměrná velikost skupiny 4,2-8,5 jedince) (Wilson et al. 2009). Zvířata ve skupině sdílí teritorium a společnými silami ho brání (Mares et al. 2012). Skupinu tvoří dominantní samec a samice (Clutton-Brock et al. 2001a), podřízení dospělí samci a samice (v poměru přibližně vyrovnaném) a mláďata dominantního páru. Většina podřízených dospělců je příbuzná dominantní samici, ale běžně se ve skupině vyskytují i nepříbuzní imigranti (Clutton-Brock et al. 1998). Vazby mezi členy skupiny jsou udržovány vzájemným čištěním ('alogrooming') (Kutsukake and Clutton-Brock 2006) a značkováním. Ve skupině je zřejmá dominantní hierarchie (Clutton-Brock et al. 1998). Dominantní jedinci často vyhánějí podřízené z oblíbených míst a značkují čtyřikrát až pětkrát častěji než podřízení. Podřízení jedinci se navíc k dominantním přibližují jen opatrně a stejně opatrně je čistí (Wilson et al. 2009).

Vokální komunikace zahrnuje kontaktní volání, které zvířata vyluzují každých pár sekund. Toto volání skupinu udržuje kohezitu skupiny při lovu. Ve skupině jsou časté agresivní interakce o potravu, při nichž většinou 'vítězí' nálezce potravy (Wilson et al. 2009). Toto bylo popsáno i mezi mláďaty (Hodge et al. 2007). Při obraně potravy surikaty vrčí a prskají. Při strážení surikaty vyluzují tzv. 'strážcovu píseň' – krátké, ostré zvuky informující ostatní členy skupiny o tom, že jsou hlídáni, a zároveň charakterizující, který konkrétní jedinec zrovna hlídá (Wilson et al. 2009). Varovné volání nese specifickou informaci o typu predátora (vzdušném; pozemním; hadu nebo surikatě z jiné skupiny) a stupni urgency (Manser et al. 2002). Volání úzkosti ('worry calls') varuje členy skupiny před nebezpečím nižší intenzity (Wilson et al. 2009). Mláďata využívají dva typy zvuků: opakované uvědomovací volání a vysoko posazený 'žebračí' hlas určený dospělcům, kteří našli potravu (Kunc et al. 2007). Objekty (např. kameny) značkují surikaty potíráním sekrety análních žláz. Značkování je často prováděno společně všemi členy skupiny najednou, ale teritorium značkuje obvykle jen dominantní samec (Wilson et al. 2009).

Surikaty vykazují despotický pářicí systém – obvykle se množí jen dominantní pár. Dominantní samice bývá matkou více než 75 % všech mláďat narozených ve skupině, dominantní samec bývá otcem 80 % mláďat (Clutton-Brock et al. 1998). V případě, že zabřezne podřízená samice, je obvykle vyhnána ze skupiny nebo projde vynuceným potratem. Dominantní samice mívá ročně více vrhů než samice podřízené (průměr 2,8 oproti 0,9) (Wilson et al. 2009). Více samic zároveň se množí pouze v období vysoké abundance kořisti (Clutton-Brock et al. 1999b), v takovém případě na sebe porody většinou následují bezprostředně během jednoho týdne (Wilson et al. 2009). Samice prvně rodí ve věku kolem dvou let. Porody jsou směřovány do vlhčích, teplejších měsíců (pravděpodobně korelované s dostupností bezobratlé kořisti). Gestace trvá asi 70 dní. V jednom vrhu se rodí 3-7 mláďat vážících 25-36 g. Oči se mláďatům otevírají po 10-14 dnech (Wilson et al. 2009). O mláďata se starají zejména podřízení členové tlupy – pomocníci (helpers). V jedné skupině surikat může být až 30 pomocníků (Clutton-Brock et al. 2003) v obvyklém věku 6-24 měsíců (Clutton-Brock et al. 2001a). Pomocníci bývají většinou příbuzní dominantní samici, ovšem byly zaznamenány i případy, kdy se o mláďata starali nepříbuzní jedinci, kteří do skupiny imigrovali (Clutton-Brock et al. 1998). Dominantní samice svá mláďata kojí, ale namísto péče o ně se věnuje shánění potravy, aby měla dostatek mléka a připravila se na další období březosti (Wilson et al. 2009), neboť péče o mláďata je energeticky velmi náročná (Clutton-Brock et al. 1998). O svá mláďata začíná pečovat v případě, že příliš klesne poměr helperů a mláďat (Clutton-Brock et al. 2004).

Je důležité nezaměňovat pojmy socialita a eusocialita. Eusocialitu, nejvyšší úroveň sociální organizace živočichů, definují následující kritéria: (1) reprodukční altruismus zahrnující reprodukční dělbu práce a kooperaci při péči o potomky, (2) překrývání generací, a (3) permanentní filopartie (Burda et al. 2000). Typicky eusociálními živočichy jsou například blanokřídlí (Insecta: Hymenoptera) (O'Donnell 1998) nebo rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) (Rodentia: Bathyergidae) (Burda et al. 2000). Surikaty (ani ostatní zástupci sociálních promykovitých) nejsou eusociální, jelikož nesplňují třetí kritérium: samci i samice často opouští rodnou skupinu a připojují se ke skupinám jiným (Wilson et al. 2009).

2.2.2.4. Socialita u ostatních druhů podčeledi Mungotinae

Podčeď Mungotinae obsahuje celkem šest rodů promykovitých (*Suricata*, *Crossarchus*, *Helogale*, *Dologale*, *Liberiictis*, *Mungos*) s 11 druhy, z nichž je většina jen málo prozkoumaná. Všechny druhy jsou spíše menší (váha obvykle do 2 kg), africké, vykazují primárně denní aktivitu a živí se hlavně hmyzem a bezobratlými. Většina rodů obývá otevřené habitaty, ale dva (*Crossarchus*, *Liberiictis*) žijí v lesích (Wilson et al. 2009).

Podčeď Mungotinae tvoří monofyletickou skupinu zahrnující surikatu *Suricata suricatta* a sesterské druhy ostatních rodů (*Crossarchus*, *Helogale*, *Liberiictis*, *Mungos*). Mangusta liberijská *Liberiictis kuhni* a mangusta žíhaná *Mungos mungo* jsou sesterské druhy, jež dohromady tvoří

sesterskou skupinu monofyletických sesterských rodů *Crossarchus* a *Helogale* (Patou et al. 2009) (viz Fig. 1). Systematické postavení mangusty stepní *Dologale dybowskii* je nejasné.

Rod *Mungos* je velmi sociální. U mangusty černokrké *Mungos gambianus* existují záznamy o skupinách o velikosti až 40 jedinců (Wilson et al. 2009) a její socialita bude pravděpodobně stejná jako socialita mangusty žíhané *M. mungo*. Mangusta žíhaná *M. mungo* tvoří kohezní skupiny až 36 jedinců, kteří sdílí a brání domovský okrsek. Velikosti skupiny se liší podle typu habitatu a hojnosti potravy, tedy geograficky (Wilson et al. 2009). Skupiny tvoří dospělí samci a samice a jejich mláďata (Cant 2000), poměr pohlaví dospělců je vychýlen směrem k samcům. V rámci skupiny jsou si samci vzájemně příbuzní a samice vzájemně příbuzné, ale pářící se jedinci si příbuzní nejsou (Wilson et al. 2009). Dominanční hierarchie nebývá příliš výrazná kromě období estru samic, kdy samci soupeří o přístup k samicím. Dominantní samci hlídají samice a agresivně odhánějí ostatní samce (Cant 2000). O kompetici samic o přístup k samcům nejsou doklady. Vzájemné čištění a značkování utužuje vazby mezi jedinci (Estes 1991). Členové skupiny kooperují při výchově mláďat a odhánění predátorů, byl pozorován i případ péče o zraněného jedince a záchrany člena skupiny z pařátů orla (Kingdon 1977). Porody jsou směřovány do vlhkých měsíců (Estes 1991) (pravděpodobně korelované s dostupností bezobratlé kořisti). Samice v suchých oblastech rodí 1-2 vrhy za rok, ve vlhkých oblastech až pět vrhů. Věk samic při prvním porodu se mění geograficky (Wilson et al. 2009). Gestace trvá asi devět týdnů a ve vrhu bývá 1-6 mláďat. Menší a mladší samice mívají mláďat více. V rámci skupiny rodí až deset samic, porody na sebe většinou následují během jednoho dne (Cant 2000). Synchronizace porodů může snižovat infanticidu díky snížení možnosti dospělců rozlišovat mezi vlastními a cizími potomky. Infanticida se zdá být vzácnou událostí (Cant 2000). Odstavení probíhá ve třech až čtyřech týdnech, do té doby mláďata v doupěti hlídají a čistí helpři. Mláďata sají mléko od více samic (Kingdon 1977) a po odstavení je mimo doupě provází eskorta dospělců. Některá mláďata mají svého helpera (tzv. eskortu), který je chrání, krmí, čistí a hraje si s ním, zatímco jiná svou eskortu nemají a potravu získávají od téměř všech dospělců ve skupině (Gilchrist 2004). Samci hlídají a doprovází mláďata častěji než samice (Cant 2003). Predované jsou čápy marabu, varany nilskými, levharty a dravci. Vykazují denní aktivitu (Wilson et al. 2009).

Mangusta liberijská *Liberiictis kuhni* tvoří skupiny až 10 jedinců. Dospělí samci bývají někdy pozorováni samostatně. Spí společně v dutých kmenech, pod spadlými stromy, někdy v termištích. Je pravděpodobně denní ((Taylor and Dunham 2009) v (Wilson et al. 2009)).

Rod *Helogale* tvoří velké society. Mangusta hrubosrstá *H. hirtula* tvoří skupiny až 40 jedinců, je denní a sociální systém má pravděpodobně podobný jako mangusta trpasličí *H. parvula*. Mangusta trpasličí *H. parvula* tvoří kohezní skupiny až 30 jedinců (Sharpe et al. 2010). Společně shání potravu, spí v puklinách ve skále nebo termištích (Rasa 1983), sdílí a brání domovský okrsek. Každou noc si vybírají jiné doupě, v období porodů je užívají déle. Skupiny jsou tvořeny dospělci a mláďaty dominantního páru, dominantní hierarchie mezi dospělci závisí na věku (Wilson et al. 2009). Skupina kooperuje při výchově mláďat, odhánění predátorů (Estes 1991) a záchraně členů

skupiny před predátory (Wilson et al. 2009). Podřízení samci hlídají skupinu při shánění potravy a vydávají 'píseň hlídače' (Sharpe et al. 2010). Porody se soustřeďují do vlhkých období, dominantní samice rodí až čtyři vrhy za rok. Estrus samic je v rámci skupiny je synchronizovaný. Dominantní samec se páří s více samicemi, dominantní samice s dominantním samcem i podřízenými samci, ale ve skupině je vysoký posun v reprodukční úspěšnosti ve prospěch dominantní samice, která bývá matkou 73 % vrhů. Reprodukce podřízených jedinců je suprimována behaviorálně i hormonálně. Gestace většinou trvá sedm týdnů (Wilson et al. 2009), ve vrhu bývá 2-6, nejčastěji 2-3 mláďata (Estes 1991). Většina mláďat narozených podřízeným samicím nepřežije, pravděpodobně kvůli infanticidě ze strany dominantní samice (Estes 1991). Hlídaní a čištění mláďat v době mezi narozením a opuštěním doupěte (3-4 týdny) zajišťují hlavně podřízené samice, které se každý den střídají. Některé samice mláďata dokonce kojí, aniž by samy měly vlastní potomky (alonnursing). Odstavení probíhá mezi 40. a 45. dnem věku (Wilson et al. 2009). Po opuštění doupěte poskytují podřízení jedinci (hlavně samice) mláďatům více péče než rodiče. Každé mládě má svou eskortu ve formě dospělého člena skupiny, kterého následuje a který ho krmí. Přežívání mláďat je vyšší ve skupinách s více helpery, malé skupiny trpí o 260 % vyšší predací než skupiny velké. Predované jsou hady, ještěry, většími druhy promyskovitých a dravci. Rod *Helogale* je denní (Wilson et al. 2009).

Rod *Crossarchus* je relativně málo prozkoumanou skupinou. Mangusty královské *C. alexandri*, mangusty západní *C. ansorgei*, mangusty tmavé *C. obscurus* a druh *C. platycephalus* tvoří skupiny až 20 jedinců. Skupiny se pravděpodobně toulají, netvoří si pevná doupata. Pravděpodobně jsou denní. Mangusty tmavé *C. obscurus* mají rozpracovaný vokální repertoár, jedinci ve skupině jsou v neustálém kontaktu. V zajetí jsou polyestrické a mají zjevnou indukovanou ovulaci. Ve vrhu bývají 2-4 mláďata (většinou 2) ve třech vrzích za rok. Gestace trvá 58 dní (Wilson et al. 2009).

Mangusta stepní *Dologale dybowskii* je velmi málo prozkoumaný druh. Dostupné záznamy hovoří pouze o pozorováních několika jedinců a o vrhu čítajícím čtyři mláďata. Pravděpodobně jsou alespoň zčásti denní (Wilson et al. 2009).

2.2.2.5. Sociálna u mangusty liščí (*Cynictis penicillata*)

Mangusta liščí patří do podčeledi Herpestinae (Veron et al. 2004), ale oproti zbylým zástupcům této skupiny vykazují sociální uspořádání. Velikost skupiny se pohybuje mezi jedním a třinácti zvířaty, ale obvykle se sdružují tři až čtyři jedinci. Skupinu tvoří dominantní samec a samice a jim podřízení jedinci, kteří mají mezi sebou vlastní hierarchii. Vespod hierarchického žebříčku jsou subadultní (Wilson et al. 2009) a nejstarší jedinci (Earle 1981). Hierarchické uspořádání si mezi sebou ujasňují vzájemným očicháním lícních žláz. Dominantní jedinec svou nadřazenost demonstruje postojem na zadních nohou a kousáním podřízeného jedince do krku, zatímco ten si lehá na bok. Dominantní jedinec pak podřízeného ve stoje značkuje výměškem z análních žláz (Wilson et al. 2009). Potravu loví každý jedinec samostatně, ale většinou si jsou členové skupiny vzájemně na dohled a u bohatého zdroje potravy se dokonce krmí i vedle sebe (Estes 1991). V jídelníčku mangusty liščí se

vyskytují bezobratlí živočichové i obratlovci. Noci tráví ve společných norách, ve kterých také společně vychovávají mláďata (Wilson et al. 2009). Vykazují denní aktivitu a jejich denní cykly jsou ovlivněny hlavně časem východu a západu slunce, počasím (teplotou, oblačností, přítomností ranních mlh) a rychlostí větru (Cavallini 1993a).

Mangusty liščí žijí zčásti nomádským způsobem života a během několika nocí vystřídají i více doupat. Okolí doupat je silně značkováno dominantním párem a mladými samicemi. Značkovat objekty v rámci teritoria pomáhají všichni členové skupiny, ale nejvíce značkují mladí podřízení jedinci (Wilson et al. 2009). Rozeznáváme pět různých zvuků: vysoko posazené kvílení vydávané během boje, hluboké vrčení při vyrušení u potravního zdroje, ještě hlubší vrčení, které vydávají, jsou-li chyceny do pastí, krátký štekavý zvuk (varovný hlas) a jemné předení během kopulace (Earle 1981).

V kolonii nikdy nebyla pozorována reprodukční suprese, zároveň se tedy může množit více samic. Gestace trvá 60-62 dní a období narození mláďat bývá od srpna do ledna, v určitých oblastech až do března. V jednom vrhu se rodí 1-5 mláďat (nejčastější jsou dvě), a samice může za rok porodit až dva vrhy. Laktace trvá 6-8 týdnů. S výchovou mláďat pomáhají po dobu prvních čtyř týdnů helpři (některá mláďata z minulého roku, která neopustila skupinu (Wilson et al. 2009), nebo vzácně imigranti (Estes 1991)). Helpři mláďata v noře čistí a přinášejí jim potravu (hlodavce, netopýry, plazy, velké pavoukovce). Mláďata prvně provází skupinu při lovu ve věku asi osmi týdnů a potravně nezávislá jsou v 16-18 týdnech věku (Wilson et al. 2009).

2.2.2.6. Porovnání behaviorálních charakteristik u vybraných druhů

2.2.2.6.1. Sociální, blízkce nepříbuzné druhy *Suricata suricatta* a *Cynictis penicillata*

Ačkoliv surikata *S. suricatta* a mangusta liščí *C. penicillata* patří do fylogeneticky odlišných kladů (viz Fig. 1), obývají podobný habitat (často se vyskytují sympatricky (Nel and Kok 1999)) a jejich sociální uspořádání je velmi podobné.

Surikaty žijí ve velkých skupinách tvořených dvěma až třiceti jedinci. V rámci skupiny panují velmi těsné vztahy, jež jedinci opakovaně upevňují vzájemným značkováním a upravováním srsti. Mangusty liščí tvoří skupiny dvou až třinácti zvířat, ale obvykle se sdružují jen tři až čtyři jedinci.

Skupiny surikat jsou tvořeny dominantním párem, podřízenými dospělci a mláďaty dominantního páru. Většina dospělců je příbuzná dominantní samici, ale někteří mohou být i nepříbuzní, kteří do skupiny imigrovali. Dospělí členové skupiny společně vychází za potravou, kterou ale loví každý sám, a kooperují při péči o mláďata a obraně teritoria a skupiny. Skupiny mangust liščích tvoří stejně jako u surikat dominantní samec a samice a jim podřízení jedinci, kteří mají mezi sebou vlastní hierarchii. Členové skupiny tráví noci ve společných norách, ve kterých také společně vychovávají mláďata. Oproti surikatám však potravu shání každý jedinec samostatně.

Skupiny surikat se vyznačují silnou dominantní hierarchií a despotickým pářicím systémem. V případě, že zabřezne podřízená samice, je obvykle vyhnána ze skupiny nebo potratí, ale v období

vysoké abundance kořisti se může rozmnožovat i více samic. V koloniích mangust liščích na rozdíl od kolonií surikat nikdy nebyla pozorována reprodukční suprese, zároveň se tedy množí více samic. S výchovou, čištěním a krmením mláďat pomáhají po dobu prvních čtyř týdnů mláďata z minulého vrhu, která neopustila skupinu.

Na těsnost sociálních vztahů ukazuje kromě alopARENTÁLNÍ péče a kooperace mezi členy skupiny i bohatost repertoáru. Surikaty disponují několika typy hlasů, z nichž je pro skupinu nejdůležitější tzv. 'strážcova píseň'. Strážcova píseň je hlas jedinečný pro každého člena skupiny. Tímto voláním jedinec na strážci informuje členy skupiny o tom, že jsou hlídáni. Varovné volání nese specifickou informaci o typu predátora a stupni urgency. Kontaktní volání udržuje kohezitu skupiny při lovu. Volání úzkosti ('worry calls') varuje členy skupiny před nebezpečím. Mláďata využívají opakované uvědomovací volání a vysoko posazený 'žebrací' hlas. Vokální repertoár nesoucí informace pro jiné jedince je u mangust liščích oproti surikatám chudší, vydávají pouze varovné volání tvořené krátkým štekavým zvukem. Jiné typy vokalizace slouží spíše k zastrašení protivníka při boji či u zdroje potravy či jemné předení během kopulace.

2.2.2.6.2. Příbuzné druhy obávající jiný habitat, *Suricata suricatta* a rod *Crossarchus*

Ačkoliv surikata *S. suricatta* a rod *Crossarchus* patří do stejné fylogenetické linie Mungotinae (viz Fig. 1), jimi obývané habitáty se velmi liší. Surikaty žijí na otevřených savanách a pastvinách a tvoří velké skupiny, jejichž členové kooperují při mnoha denních činnostech. Na svém domovském okrsku mívají několik doupat, která pravidelně střídají. O zástupcích rodu *Crossarchus* neexistuje mnoho informací, ale podle různých zdrojů tvoří skupiny až 20 jedinců, pravděpodobně neobývají stabilní doupata a žijí spíše nomádkým způsobem života. Vzhledem k neprostupnosti tropických lesů, které obývají, mají podobně jako surikaty velmi propracovaný vokální repertoár a jedinci ve skupině jsou v prakticky neustálém kontaktu.

2.2.2.6.3. Druh *Suricata suricatta* a jiné příbuzné sociální druhy

Sociální organizaci podobnou skupinám surikat vykazují skupiny mangust trpasličích *Helogale parvula*. Žijí ve skupinách tvořených až 30 jedinci, kteří společně shání potravu, nocují, brání domovský okrsek, odhání predátory, zachraňují členy skupiny před predátory a vychovávají mláďata. Skupiny jsou tvořeny dospělci a mláďaty dominantního páru. Oproti surikatám závisí dominantní hierarchie mezi dospělci na věku. Podřízení samci hlídají skupinu při shánění potravy a podobně jako surikaty vydávají 'strážcovu píseň'. Reprodukce podřízených jedinců je suprimována behaviorálně i hormonálně. Hlídání a čištění mláďat zajišťují hlavně podřízené samice, které se každý den střídají. Některé samice mláďata i kojí. Po opuštění doupěte se o mláďata starají hlavně podřízené samice. Na rozdíl od surikat, které krmí mláďata podle toho, jaké je zrovna nejbližší, má každé mládě mangusty trpasličí svou eskortu, kterou následuje a nechává se od ní krmit.

Sociální charakteristiky mangust žíhaných *Mungos mungo* se charakteristikám surikat také podobají. Mangusty žíhané tvoří kohezni skupiny až 36 jedinců. Členové skupiny sdílí a brání

domovský okrsek, kooperují při výchově mláďat a odhánění predátorů, pečují o zraněného jedince a zachraňují členy skupiny před predátory. Skupiny jsou tvořeny dospělými samci a samicemi a jejich mláďaty. V rámci skupiny jsou si samci vzájemně příbuzní a samice vzájemně příbuzné, ale mnozí se jedinci si příbuzní nejsou. Dominanční hierarchie nebývá příliš výrazná kromě období estru samic. Vazby mezi jedinci utužuje vzájemné čištění a značkování. Na rozdíl od skupin surikat nebyla ve skupinách mangust žíhaných nikdy pozorována reprodukční suprese, může se tedy rozmnožovat až deset samic. Oproti surikatám se infanticida se zdá být vzácnou událostí. Mláďata sají mléko od více samic a po odstavení je mimo doupě provází eskorta dospělců. Některá mláďata mají podobně jako mangusty trpasličí svou eskortu, která je chrání, krmí, čistí a hraje si s nimi, zatímco jiná eskortu nemají a potravu získávají od téměř všech dospělců ve skupině.

O jiných druzích podčeledi Mungotinae máme jen velmi málo komplexních informací. Velké skupiny až 40 jedinců tvoří pravděpodobně mangusta hrubosrstá *Helogale hirtula* a černokrká *Mungos gambianus*. Mangusty liberijské *Liberiictis kuhni* se obvykle vyskytují v počtech kolem 10 jedinců a o mangustách stepních *Dologale dybowskii* existují záznamy o pozorování jen několika jedinců.

2.3. Reprodukční parametry a alopentální péče (helping)

2.3.1. Reprodukce promykovitých

Promykovití jsou obecně polygamní, každý samec se obvykle páří s více samicemi v estru a samice sociálních druhů se páří s více samci. Wilson et. al. (2009) uvádí, že vykazují indukovanou ovulaci, kdy je ruptura folikulu a uvolnění vajíčka indukováno pářením. Podle informací o jedincích chovaných v zajetí jsou polyestriční, mají pravidelný cyklus a samice jsou receptivní po dobu několika dnů. Samice solitérních druhů svou receptivitu dávají najevo značkováním. Během estru samci zůstávají po dobu několika dnů v blízkém kontaktu se samicí. Domovské okrsky samců solitérních druhů většinou překrývá výlučné okrsky několika samic (např. (Cavallini 1993b), (Jennings et al. 2010)).

Kopulace může zahrnovat honění, hraní nebo boj. Při kopulaci samotné samec naskakuje na samicí a obvykle ji objímá předními končetinami kolem pánve (Wilson et al. 2009). Obvyklými prvky sexuálního chování jsou námluvní vokalizace, stálá přítomnost samce, olizování genitálií samice, společné otírání a značkování análními nebo perineálními žlázami, zdvihání zadku a vychylování ocasu při ochotě kopulovat, a při kopulaci reálné nebo symbolické uchopení zátylku samice samcem (Estes 1991). Délka kopulace je velmi variabilní. Pohybuje se v rozmezí od několika sekund po několik minut (např. u mangusty trpasličí *Helogale parvula* je medián 21 s, ale maximální délka až 11 min.) (Wilson et al. 2009).

Délka gestace se pohybuje od 42 (u promyky zlaté *Herpestes auro-punctatus*, mangusty liščí *Cynictis penicillata*) do 80 dní (u promyky bažinné *Atilax paludinosus*). Maximální velikost vrhu bývá

šest mlád'at, ale surikata *Suricata suricatta* může díky velmi rozvinutému systému kooperace při výchově mlád'at rodit potomků až sedm. Solitérní druhy mívají ve vrhu 1-3 mlád'ata, která zůstávají v doupěti po dobu asi deseti týdnů, oproti tomu sociální promyky mívají 3-4 mlád'ata (Wilson et al. 2009) opouštějící doupě ve věku kolem čtyř týdnů (Clutton-Brock et al. 1999b). Odstavení probíhá mezi čtvrtým a osmým týdnem věku (Wilson et al. 2009).

2.3.2. AlopARENTÁLNÍ PÉČE

Socialita ovlivňuje specifické behaviorální projevy spojené s helpingem – poskytováním pomoci dospělcům či mlád'atům jiným než vlastním. Aby mohlo být chování helpera skutečně označeno za 'pomáhání', musí být: (1) směřováno vůči jedincům, kteří nejsou jeho přímými potomky (jinak je toto chování považováno za chování rodičovské); (2) nákladné pro jedince toto chování vykazujícího; (3) výhodné pro jedince toto chování přijímajícího (Clutton-Brock et al. 1998). Helpři investují do antipredační obrany, pomáhají s hlídáním, výchovou a krmením mlád'at a přebírají na sebe velkou část rodičovských povinností (Doolan and Macdonald 1999). Péče a potrava poskytovaná helpery může být důvodem větších vrhů (např. u promykovitých mají samice pouze 4-6 mléčných bradavek, ale surikaty mohou v jednom vrhu porodit až sedm mlád'at) a kratšího období závislosti mlád'at sociálních druhů, protože snižuje energetické náklady na matku (Wilson et al. 2009).

Existuje několik hypotéz vysvětlujících vznik a udržení alopARENTÁLNÍ péče: (1) selekční neutralita (helping není spojen s náklady a je jen špatně směřovanou rodičovskou péčí (Jamieson 1989)); (2) přímé výhody, jako je nabývání zkušenosti s péčí a rozmnožováním pro budoucí účely ((Solomon and Getz 1997) v (Vidya et al. 2009)); (3) zvýšení pravděpodobnosti budoucího rozmnožení ve skupině (Reyer 1984)); (4) splácení 'půjčky', přičemž jedinci, kteří nepomáhají, jsou trestáni (Gaston 1978); (5) zvětšování skupiny, přičemž produktivita a přijímání členů vzrůstá s každým nově přijatým helperem (Kokko et al. 2001); a (6) příbuzenská selekce (Emlen and Wrege 1988), která zvýhodňuje chování zvyšující fitness jedince, který pomáhá svým příbuzným (tzv. inkluzivní fitness) (Hamilton 1963).

AlopARENTÁLNÍ péče je spojena s kooperativním systémem výchovy mlád'at. Systém kooperativní výchovy je sociální uspořádání skupiny, v němž členové skupiny pečují o mlád'ata, která nejsou jejich vlastní ((Solomon and French 1997) v (Gilchrist 2007)). AlopARENTÁLNÍ péče je definována jako péče poskytovaná potomkům jiných jedinců (Jennions and Macdonald 1994). Ačkoliv se dříve díky teorii inkluzivní fitness (Hamilton 1963) předpokládalo, že helpři jsou blízce příbuzní jedincům, jejichž mlád'atům pomáhají (Emlen 1997), recentní studie ukazují, že stupeň příbuznosti dospělého či dospívajícího helpera a mláděte, o něž helper pečuje, může být velmi nízký a v některých případech až nulový (Clutton-Brock 2002). Většina druhů vykazujících společnou péči o mlád'ata vykazuje vysokou úroveň posunu v reprodukční úspěšnosti – reprodukce je monopolizovaná jedním nebo několika dospělými členy skupiny a většina dospělců se nemnoží, ale jen pomáhá s výchovou

mláďat rozmnožujících se členů skupiny, většinou dominantního páru ((Solomon and French 1997) v (Gilchrist 2007)).

2.3.2.1. Význam alopARENTÁLNÍ PÉČE

V případě sociálních skupin, ve kterých členové při výchově mláďat nekooperují, s rostoucí velikostí skupiny klesá reprodukční úspěch a stoupá mortalita mláďat ((Clutton-Brock et al. 1982) v (Clutton-Brock et al. 1999a)). Oproti tomu v societách, ve kterých při výchově mláďat a detekci predátora dospělci spolupracují, reprodukční úspěch i přežívání s velikostí skupiny většinou roste (Jennions and Macdonald 1994). Některé studie ale mezi počtem jedinců ve skupině a přežíváním mláďat nezjistily žádný vztah, např. (Leonard et al. 1989). Fitness potomků zvyšuje spíše než samotná přítomnost a počet helperů množství péče poskytované helpery (Innes and Johnston 1996).

Helper svou činností obvykle pomáhá jak rodičům mláďat ((1) snižuje náklady na rodiče (Wilson et al. 2009), díky čemuž se zvyšuje pravděpodobnost, že se rodiče později rozmnoží znovu (Reyer 1984), (2) zvyšuje budoucí produktivitu rodičů zkrácením intervalů mezi jednotlivými porody nebo zvýšením produktivity vrhu (Creel et al. 1991), (3) zvyšuje přežívání mláďat (Clutton-Brock et al. 2001b) a tím exkluzivní fitness rodičů), tak i mláďatům samotným (zlepšuje jejich kondici přinášením potravy a zvyšuje pravděpodobnost jejich přežití do dospělého věku (Clutton-Brock et al. 2001b)) (Gilchrist 2007). Měření vlivu helperů na reprodukční úspěch je ale překvapivě obtížné (Hodge 2005). Dříve se zkoumaly hlavně vztahy mezi počtem helperů a počtem potomků rozmnožujících se jedinců ((Emlen 1991) v (Hodge 2005)), ale takovéto jednoduché korelace nezachytí proměnné specifické pro danou sociální skupinu (např. kvalita teritoria, zkušenost s rozmnožováním), které také mohou ovlivňovat produkci potomků ((Brown 1987) v (Hodge 2005)). Jednotliví helpři se také navzájem liší množstvím péče, kterou poskytují (Heinsohn and Legge 1999).

2.3.2.2. Náklady alopARENTÁLNÍ PÉČE A JEJÍ Vliv NA fitness A PŘEŽÍVÁNÍ MLÁĎAT

Ve skupinách kooperativně se množících druhů promyskovitých bývá během doby, kterou mláďata tráví v podzemním hnízdě, s mláďaty neustále alespoň jeden dospělý jedinec (helper), který mláďata hlídá, čistí a zahřívá, zatímco zbytek skupiny shání potravu (Wilson et al. 2009). Obecně se pro tuto činnost užívá termínu babysitting (hlídání mláďat). Pomocníci se každý den střídají, protože péče je energeticky velmi náročná (Clutton-Brock et al. 1998). Nejčastěji hlídají podřízení jedinci (mezi pohlavími nebyl zjištěn signifikantní rozdíl), nejméně často dominantní samice.

Přežívání mláďat surikat v období mezi prvním vynořením a úplným opuštěním doupěte je korelováno s velikostí skupiny (tedy počtem helperů), maternálním statutem, pohlavím mláďete, úbytkem váhy přes noc, denní teplotou a měsíčním úhrnem srážek (Russell et al. 2002). Experimentální snížení počtu helperů vede k signifikantnímu snížení reprodukčního úspěchu rozmnožujících se jedinců ((Emlen 1991) v (Clutton-Brock et al. 1998)). Podle studie Clutton-Brock et al. (1998) v oblasti Kalahari nebylo přežívání mláďat v období mezi prvním vynořením a úplným opuštěním doupěte nebylo na velikosti skupiny závislé. Pozitivní vliv helperů na rychlost růstu,

pravděpodobnost přežití a budoucí plodnost mláďat byl prokázán i u mangust žíhaných *Mungos mungo* (Hodge 2005).

Denní přírůstek hmotnosti mláďat surikat po odstavení je primárně pozitivně ovlivněn sociálními (příbytek váhy helpera, počet helperů na mládě, velikost skupiny) a environmentálními faktory (precipitace, teplota). Mláďata narozená podřízeným samicím vykazují nižší přírůstek na váze ve velmi teplých dnech a vyšší přírůstek v obdobích s vyšší precipitací, zatímco příbytek na váze mláďat dominantních samic je faktory prostředí ovlivněn méně (Russell et al. 2002). Noční úbytek hmotnosti mláďat je primárně ovlivněn charakteristikami mláďat (pohlaví, denní příbytek váhy mláděte) a nočními teplotami. Starší mláďata a mláďata, která přes den hodně přibyla na váze, přes noc ztrácí vyšší procento váhy. Negativní efekt noční teploty na úbytek váhy mláďat je nižší u mláďat žijících ve velkých skupinách (Russell et al. 2002). Rychlost růstu mláďat nejvíce ovlivňují sociální faktory (příbytek váhy helpera, počet helperů na mládě, velikost skupiny). Vyšší poměr mezi počtem helperů a počtem mláďat zvyšuje rychlost růstu mláďat. Vysoké denní teploty mají na růst mláďat negativní efekt (Russell et al. 2002).

2.3.3. Porovnání reprodukčních parametrů a alopentální péče u vybraných druhů

2.3.3.1. Druhy *Suricata suricatta* a *Cynictis penicillata*

Surikaty vykazují despotický pářicí systém – obvykle se množí jen dominantní pár. Dominantní pár bývá rodiči většiny mláďat narozených ve skupině, podřízení členové skupiny se rozmnožují pouze v období vysoké abundance kořisti. Oproti tomu ve skupinách mangust liščích nikdy nebyla pozorována reprodukční suprese, zároveň se tedy rozmnožuje více samic.

Samice surikat mívá mláďata poprvé ve věku kolem dvou let. Mláďata se obvykle rodí ve vlhčích, teplejších měsících. Gestace trvá asi 70 dní a v jednom vrhu se rodí 3-7 mláďat vážících 25-36 g, která bývají odstavena mezi 4. a 9. týdnem věku. Samice rodí pouze jednou ročně. Oči se mláďatům otevírají asi po dvou týdnech. Mláďata mangust liščích se rodí v období od srpna do ledna či března. Gestace trvá 60-62 dní a v jednom vrhu se rodí 1-5, nejčastěji dvě mláďata, která bývají kojena po dobu 6-8 týdnů. Samice může za rok porodit až dva vrhy.

O mláďata surikat se starají zejména podřízení pomocníci ve věku 6-24 měsíců, kterých může být ve skupině až 30. Pomocníci bývají příbuzní dominantní samici, ovšem existují záznamy o starajících se nepříbuzných jedincích, kteří do skupiny imigrovali. Dominantní samice o svá mláďata nepečuje, ale jen je kojí. Začíná o ně pečovat jen v případě, že příliš klesne poměr pomocníků vůči mláďatům. Po odstavení pomocníci cíleně učí mláďata shánět si potravu. S výchovou mláďat mangust liščích pomáhají starší sourozenci. Ti mláďata čistí a přinášejí jim potravu.

2.3.3.2. Druh *Suricata suricatta* a rod *Crossarchus*

O reprodukci zástupců rodu *Crossarchus* je známo velmi málo. V literatuře je záznam o přítomnosti alopentální péče u mangusty královské *C. alexandri* a mangusty tmavé *C. obscurus*

(Veron et al. 2004). Mangusty tmavé mívají obvykle čtyři mláďata a v zajetí až tři vrhy za rok. Gestace trvá asi 60 dní a odstavení probíhá asi po třech týdnech (Wilson et al. 2009).

2.3.3.3. *Sociální vs. solitérní druhy*

Existuje hypotéza, která tvrdí, že u solitérních druhů či druhů, které při výchově mláďat nekooperují, je vyšší mortalita mláďat. Oproti tomu society při rozmnožování kooperující z tvorby skupiny těží zvýšením přežívání mláďat. Pomocník (helper) svou činností (aloparentální péčí) snižuje náklady na rodiče. Díky tomu se rozmnožující se pár může rozmnožit i v následujících reprodukčních sezónách a tím zvýšit svou fitness. Jedinci solitérních druhů, kteří o mláďata pečují sami, tuto výhodu nemají, a veškeré náklady na výchovu potomků jsou kladeny pouze na jednoho, nejvýše dva jedince (rodičovský pár). Přítomnost helpera také může zkrátit interval mezi jednotlivými porody či zvýšit produktivitu vrhu. V práci se nám podařilo podpořit hypotézy pozitivním vlivu maximální velikosti skupiny na maximální velikost vrhu, průměrnou délku březosti a průměrnou délku laktace (viz kap. 4.2.2.2.).

Sociální druhy se mezi sebou liší ve velikosti skupin, do nichž se shlukují. Největší skupiny tvoří rody *Helogale*, *Mungos* a *Suricata* (30-40 jedinců), nejmenší rod *Liberiictis* (10 jedinců). O aloparentální péči neexistují doklady u všech druhů, ale předpokládá se, že ji vykazují všechny sociální druhy. O stupni příbuznosti mezi mládětem a pomocníkem existují spolehlivé informace pouze u rodů *Helogale*, *Mungos* a *Suricata*, přičemž první dva jmenované druhy mívají podle dostupné literatury helpery pouze příbuzné, zatímco surikaty i nepříbuzné. U rodů *Helogale* a *Mungos* se rozmnožuje více jedinců, ale surikaty *Suricata suricatta* vykazují silný posun v reprodukční úspěšnosti ve prospěch dominantního páru.

V rámci solitérních druhů se sociálním uspořádáním skupin odlišuje rod *Cynictis*. Solitérní druhy se do skupin shlukují pouze výjimečně, a to do maximálního počtu šesti jedinců, ale mangusta liščí *C. penicillata* tvoří skupiny až 13 jedinců. Členové skupiny si bývají vzájemně příbuzní a vykazují aloparentální péči.

3. Riziko predace a 'nebezpečnost' habitatu

Predace je důležitá a všudypřítomná selekční síla, která ovlivňuje výběr habitatu kořisti (Chalfoun and Martin 2009). Relativní rizikovost habitatu závisí na jeho typu: otevřené habitaty jsou 'nebezpečnější' než habitaty uzavřené (Veron et al. 2004). Biotopy s vyšší nebo hustější vegetací negativně ovlivňují rozhled menších živočichů (Butler and Gillings 2004) a umožňují predátoru skrýt se, čímž mohou zvyšovat úroveň predace ((Metcalf 1984) v (Whittingham and Evans 2004)), ale zároveň mohou kořisti umožňovat evoluci krypte (Whittingham and Evans 2004), snižovat pravděpodobnost střetnutí predátora a kořisti (Janssen et al. 2007) nebo znesnadňovat pohyb predátora (Devereux et al. 2004) či lokalizaci kořisti díky inhibici akustických, olfaktorických a vizuálních stop kořisti (Martin 1993), a tím úroveň predace snižovat.

Vlivy predacího rizika jsou pravděpodobně velmi rozmanité (Kotler et al. 1991). Riziko predace může ovlivnit strategii shánění potravy (např. (Dill and Fraser 1984), (Lima et al. 1985)), rychlost přesunů (Sih 1982), časy aktivity (Sih 1982) a využití habitatů a mikrohabitatů (např. (Lima et al. 1985), (Werner et al. 1983)) a přitom snížit či zvýšit pravděpodobnost koexistence druhů ((Holt 1977) v (Kotler et al. 1991)). Usnadnění koexistence je možné umožněním rozdělení habitatu v prostředí, které je co do predacího rizika heterogenní (Kotler and Brown 1988) nebo kompetitivním vyloučením druhů zatlačených do stejných refugií (Mittelbach 1988).

3.1. Kvantifikace predacího rizika

Ačkoliv každé chování vystavuje živočicha nějakému riziku predace, o relativní rizikovosti různých typů chování máme velmi málo informací a je nesnadné ji porovnat. Teoretický model nabízí Blumstein (1998). U druhů, které při vyrušení predátory hledají úkryt, může být relativní riziko predace při různých aktivitách vyjádřeno kvantifikací času, po který jsou živočichové nechráněni vůči predaci. U takových druhů je zranitelnost funkcí času stráveného mimo úkryt a času nutného k navrácení se do úkrytu.

Předpokládáme, že v otevřených habitatech s rozptýleně rostoucí vegetací (savany, pastviny) nemají živočichové shánějící potravu daleko od svých doupat (např. surikata *Suricata suricatta*, mangusta liščí *Cynictis penicillata*) mnoho možností úkrytu, což zvyšuje riziko predace. Uzavřené habitaty (lesy, husté křoviny) jsou naopak chráněné vegetací, což poskytuje malým živočichům (např. rod *Crossarchus*, někteří zástupci rodu *Herpestes*) mnoho bezpečných úkrytů, a predací riziko je tak menší. Za specifický habitat považujeme biotopy podél řek a vodních nádrží. Na jednu stranu se k napajedlům predátoři shlukují a predací tlak vyvíjený na menší živočichy tak může být velmi vysoký, ale pokud je břeh zarostlý vegetací, mají živočichové na vodní prostředí vázaní (např. promyka bažinná *Atilax paludinosus*) mnoho možností úkrytu. Za nejrizikovější tedy považujeme habitat otevřený, za nejméně rizikový biotop podél vodních toků.

4. Rekonstrukce fylogenetických vztahů a ancestrálních stavů behaviorálních charakteristik a určení vlivu vybraných environmentálních a behaviorálních faktorů na stupeň sociality

4.1. Rekonstrukce fylogenetických vztahů vybraných čeledí

Pro rekonstrukci fylogenetického stromu čeledí Prionodontidae, Hyaenidae, Eupleridae a Herpestidae jsme použili data o fylogenetických vztazích převzatá z recentních molekulárních fylogenezí promykovitých a vybraných outgroups ((Agnarsson et al. 2010), (Patou et al. 2009)). Fylogenetické stromy jsme vytvořili v programu Mesquite 2.74 (Maddison and Maddison 2010).

Plný fylogenetický strom, se kterým jsme následně pracovali, sestává z 24 rodů promykovitých a 11 rodů outgroups, pro které existují spolehlivé literární údaje o vzájemných fylogenetických vztazích a jednotlivých ekologických faktorech (viz Fig.1).

4.1.1. Rekonstrukce ancestrálních stavů behaviorálních charakteristik

Ancestrální stavy sociality, alopARENTÁLNÍ péče a hlavních typů obývaných habitatů jsme rekonstruovali v programu Mesquite 2.74 (Maddison and Maddison 2010) metodou Mesquite maximální pravděpodobnost (ML). Ekologické a behaviorální charakteristiky jednotlivých druhů jsme získali především z článku (Veron et al. 2004) a tří knih ((Kingdon 1977, Haltenorth and Diller 1980, Wilson et al. 2009)). V případě, že se zdroje v informacích rozcházeły, jsme použili nejčastější údaj. Údaje o socialitě byly doplněny z dalších impaktovaných publikací (data viz Přílohy, Tab. 3).

Výsledky ancestrálního stavu pro obývaný habitat u vybraných čeledí na bázi fylogenetického stromu nejsou příliš jednoznačné. Předek všech hodnocených čeledí byl pravděpodobně lesní (Proportional likelihood 0=0,5907 pro uzavřený habitat, 1=0,4093 pro otevřený habitat). Ancestrální stav u nodu sdružujícího čeledi Hyaenidae, Eupleridae a Herpestidae vyšel jako obývajícím otevřený habitat (Proportional likelihood 1=0,7397 pro otevřený habitat, 0=0,2603 pro uzavřený habitat), u nodu pro Eupleridae a Herpestidae také otevřený (Proportional likelihood 1=0,7558 pro otevřený habitat, 0=0,2442 pro uzavřený habitat). Společný předek obou podčeledí promykovitých pravděpodobně také obýval otevřený habitat (Proportional likelihood 1=0,7854 pro otevřený habitat, 0=0,2146 pro uzavřený habitat) (viz Fig. 2).

Ancestrální stav pro socialitu jsme na bázi vybraných čeledí určili jako nepřítomnost sociálních skupin (Proportional likelihood 0=0,9773 pro soliternost, 1=0,0227 pro socialitu). Socialita u předka na bázi kladu Hyaenidae, Eupleridae a Herpestidae pravděpodobně také neexistovala (Proportional likelihood 0=0,9983 pro soliternost, 1=0,0017 pro socialitu), podobně jako u předka madagaskarských šelem a promykovitých (Proportional likelihood 0=0,9771 pro soliternost, 1=0,0229 pro socialitu). Ancestrální stav před rozdělením promykovitých na sociální a solitérní klad byl pravděpodobně také solitérnost (Proportional likelihood 0=0,9774 pro soliternost, 1=0,0026 pro socialitu) (viz Fig. 3).

Jako ancestrální stav pro alopARENTÁLNÍ PÉČI nám na nodu sdružujícím všechny vybrané čeledi vyšla její nepřítomnost (Proportional likelihood 0=0,9772 pro nepřítomnost alopARENTÁLNÍ PÉČE, 1=0,2278 pro přítomnost alopARENTÁLNÍ PÉČE). Předek hyenovitých, madagaskarských šelem a promykovitých alopARENTÁLNÍ PÉČI také nevykazoval (Proportional likelihood 0=0,9707 pro nepřítomnost, 1=0,0293 pro přítomnost), stejně tak jako předek madagaskarských šelem a promykovitých (Proportional likelihood 0=0,9779 pro nepřítomnost, 1=0,0221 pro přítomnost) a předek obou podčeledí promykovitých (Proportional likelihood 0=0,9075 pro nepřítomnost, 1=0,0925 pro přítomnost) (viz Fig. 4).

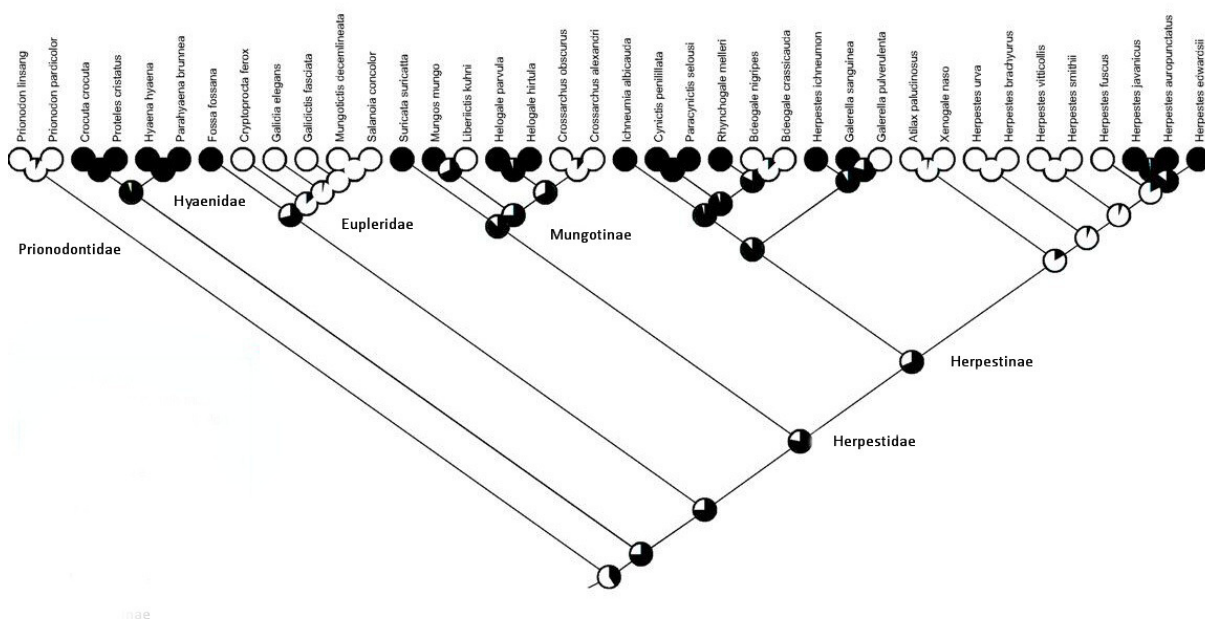


Fig. 2: Rekonstrukce ancestrálních stavů obývaného habitatu. Metoda Maximum likelihood, model Mk1 estimate (0.18382356, -log L.:22.94305905) program Mesquite 2.74. Světlá barva – uzavřený habitat, tmavá – otevřený.

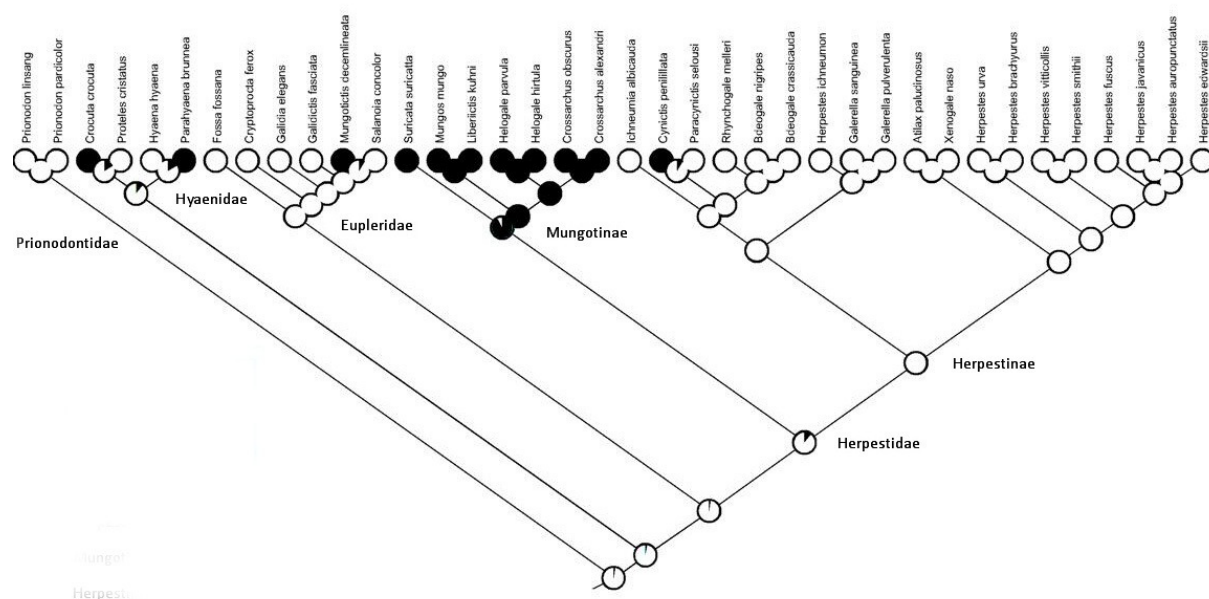


Fig. 3: Rekonstrukce ancestrálních stavů sociality. Metoda Maximum likelihood, model Mk1 estimate (0.08423632, -log L.:18.39635853), program Mesquite 2.74. Světlá barva – soliterní, tmavá – sociální.

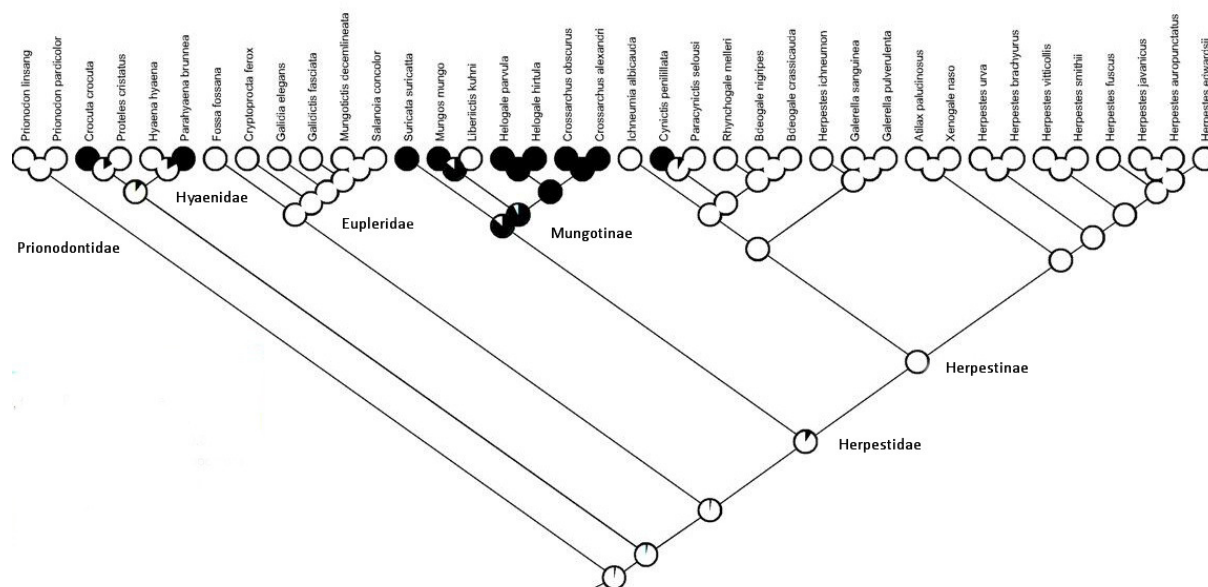


Fig. 4: Rekonstrukce ancestrálních stavů alopARENTÁLNÍ PÉČE. Metoda Maximum likelihood, model Mk1 estimate (0.08517705, -log L.:18.33001660), program Mesquite 2.74. Světlá barva – nepřítomnost, tmavá – přítomnost.

4.2. Vliv vybraných environmentálních a behaviorálních faktorů na stupeň sociality u čeledi Herpestidae

4.2.1. Určení charakteristik obývaných habitatů

Typy habitatů, které vybrané druhy obývají, jsme klasifikovali do tří skupin na základě: (1) otevřenosti a uzavřenosti habitatu z hlediska intenzity predáčního tlaku (viz. kap. 3.1.; Přílohy, Tab. 3), (2) klimatických podmínek podle Köppen-Geigerovy klasifikace (viz. Přílohy, Tab. 2), (3) faktorů, které habitaty rozdělují do několika skupin (viz Fig. 5).

4.2.1.1. Určení obývaných klimatických podmínek

Pro charakterizování oblastí obývaných jednotlivými druhy čeledi Prionodontidae, Hyaenidae, Eupleridae a Herpestidae jsme použili Köppen-Geigerovu klasifikaci klimatických oblastí (Peel et al. 2007) (viz Přílohy, Tab. 1). Určení obývaných klimatických oblastí jsme provedli manuálním porovnáním areálů rozšíření druhů a Köppen-Geigerových map klimatických typů jednotlivých kontinentů (Peel et al. 2007) (viz. Přílohy, Tab. 1). Mapy areálů rozšíření druhů jsme převzali z Červeného seznamu IUCN (IUCN)). Z tabulky obývaných oblastí členěných podle klimatických podmínek (Přílohy, Tab. 2) jsme určili verzatilitu (pružnost) každého druhu čeledi Herpestidae. Verzatilitu jsme určili jakou souhrnný počet klimatických podtypů, které daný druh obývá (viz Přílohy, Tab. 2). Klasifikace druhů z hlediska jejich verzatility zatím nebyla v žádné studii zkoumána, a toto je první práce, která se verzatilitou zabývá. Zjistili jsme, že verzatilita je proměnná, která dobře charakterizuje druhy a jejich habitatové nároky. Za nejverzatilnější považujeme promyku bažinnou *Atilax paludinosus*, promyku červenou *Galerella sanguinea* a promyku ichneumon *Herpestes ichneumon*, které se vyskytují ve 13 klimatických oblastech. Za nejméně verzatilní

považujeme promyky krátkoocasou *Herpestes brachyurus* vyskytující se v jediné klimatické oblasti (viz. Přílohy, Tab. 2).

4.2.1.2. Rozdělení faktorů charakterizujících habitaty obývané promykovitými

S použitím metody Principal component analysis (PCA) v programu STATISTICA (StatSoft 2011) jsme faktory prostředí rozdělili do tří ekologických skupin sdružených podle podobných klimatických podmínek: (1) vlhké oblasti (skupina Am, Af, Aw), (2) oblasti s občasnými chladnými podmínkami (skupina Csb, Cfa, Csb, Csa, BWk, BSk), a (3) suché oblasti (skupina BWh, Cwb, Cwa, BSh) (Fig. 5). Tato práce je u promykovitých první, která tuto metodu klasifikace faktorů ovlivňujících habitaty používá.

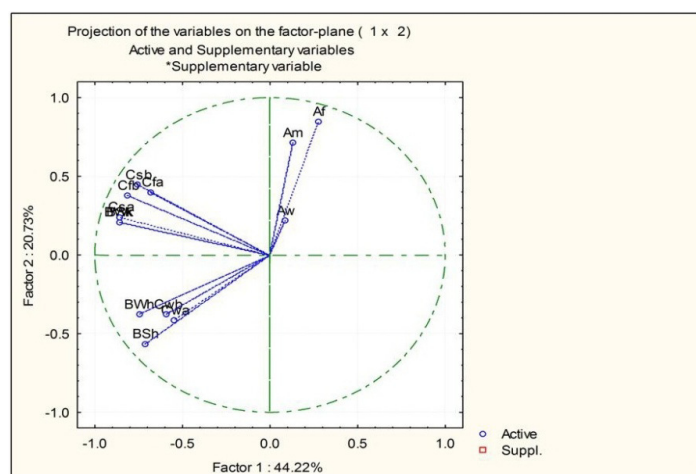


Fig. 5: Rozdělení faktorů charakterizujících habitaty. Skupina Am, Af, Aw – vlhké oblasti, skupina Csb, Cfa, Csb, Csa, BWk, BSk – oblasti s občasnými chladnými podmínkami, skupina BWh, Cwb, Cwa, BSh – suché oblasti.

S použitím clusterové analýzy (Wardova metoda, Manhattan metric), která shlukuje podobné objekty do kategorií, v programu STATISTICA (StatSoft 2011) jsme rozdělili promykovité na dvě skupiny druhů, z nichž jedna skupina se dále větvila na dvě (Fig. 6).

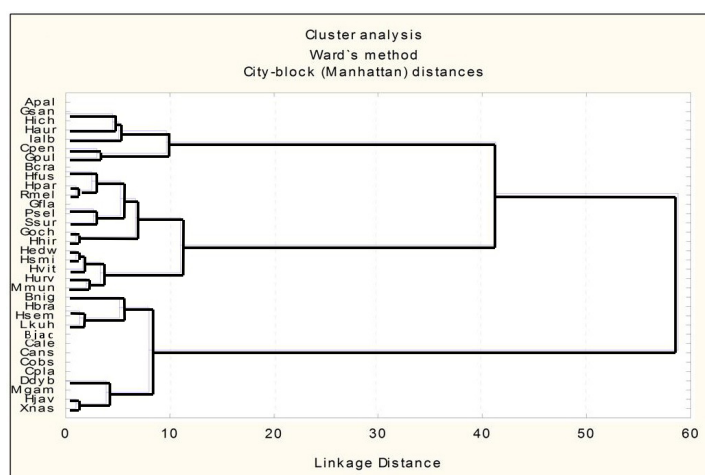


Fig. 6: Clusterová analýza čeledi promykovitých. Používané zkratky: Apal – *Atilax paludinosus*, Gsan – *Galerella sanguinea*, Hich – *Herpestes ichneumon*, Haur – *H. auropunctatus*, Ialb – *Ichneumia albicauda*, Cpen – *Cynictis penicillata*, Gpul – *G. pulverulenta*, Bcra – *Bdeogale crassicauda*, Hfus – *H. fuscus*, Hpar – *Helogale*

parvula, Rmel – *Rhynchogale melleri*, Gfla – *G. flavescens*, Psel – *Paracynictis selousi*, Ssur – *Suricata suricatta*, Goch – *G. ochracea*, Hhir – *Helogale hirtula*, Hedw – *H. edwardsii*, Hsmi – *H. smithii*, Hurv – *H. urva*, Hvit – *H. vitticollis*, Mmun – *Mungos mungo*, Bnig – *B. nigripes*, Hbra – *H. brachyurus*, Hsem – *H. semitorquatus*, Lkuh – *Liberiictis kuhni*, Bjac – *B. jacksoni*, Cale – *Crossarchus alexandri*, Cans – *C. ansorgei*, Cobs – *C. obscurus*, Cpla – *C. platycephalus*, Ddyb – *Dologale dybowski*, Mgam – *M. gambianus*, Hjav – *H. javanicus*, Xnas – *Xenogale naso*.

Skupina druhů *Atilax paludinosus*, *Galerella sanguinea*, *Herpestes ichneumon*, *H. auropunctatus*, *Ichneumia albicauda*, *Cynictis penicillata*, *G. pulverulenta*, *Bdeogale crassicauda*, *H. fuscus*, *Helogale parvula*, *Rhynchogale melleri*, *G. flavescens*, *Paracynictis selousi*, *Suricata suricatta*, *G. ochracea*, *Helogale hirtula*, *H. edwardsii*, *H. smithii*, *H. urva*, *H. vitticollis*, *Mungos mungo* obývá suché či vlhké lesní oblasti. Druhy *Atilax paludinosus*, *Galerella sanguinea*, *Herpestes ichneumon*, *H. auropunctatus*, *Ichneumia albicauda*, *Cynictis penicillata*, *G. pulverulenta* vytvořily podskupinu odpovídající skupině 3 získané metodou PCA (viz Fig. 5). Druhy *B. crassicauda*, *H. fuscus*, *H. parvula*, *R. melleri*, *G. flavescens*, *P. selousi*, *S. suricatta*, *G. ochracea*, *H. hirtula*, *H. edwardsii*, *H. smithii*, *H. urva*, *H. vitticollis*, *M. mungo* tvoří podskupinu odpovídající skupině 1 získané metodou PCA (viz Fig. 5).

Skupina druhů *B. nigripes*, *H. brachyurus*, *H. semitorquatus*, *Liberiictis kuhni*, *B. jacksoni*, *Crossarchus alexandri*, *C. ansorgei*, *C. obscurus*, *C. platycephalus*, *Dologale dybowski*, *M. gambianus*, *H. javanicus*, *Xenogale naso* se podle habitatových nároků nedá jednoduše jednoznačně charakterizovat.

4.2.1.3. Určení typů habitatů podle uzavřenosti a otevřenosti

Podle Wilson et al. (2009) jsme pro každý druh určili typ habitatu podle jeho prostupnosti jako otevřený nebo uzavřený. Pro tuto klasifikaci jsme se rozhodli kvůli rozdílnému riziku predace, které v různých typech prostředí. Předpokládáme, že v otevřených habitatech je riziko predace vyšší (viz kap. 3.1.). V případě, že ze zdroje prostupnost biotopu nebyla přesně určitelná, jsme použili aplikaci Google Earth 7.0.3.8542 (Google 2013) a porovnali jsme mapy rozšíření druhů (IUCN) se satelitními záběry sledovaných oblastí a podle nich určili otevřenost nebo uzavřenost prostředí. Tabulka s vyznačenými habitaty viz Přílohy, Tab. 3.

4.2.2. Faktory ovlivňující stupeň sociality u promykovitých

4.2.2.1. Proměnné související s environmentálními faktory

V této kapitole se s použitím programu STATISTICA (StatSoft 2011) zjišťujeme, jaké faktory ovlivňují výsledné rozmístění promyk v jednotlivých typech habitatu. V PCA analýze distribuce druhů promykovitých v jednotlivých typech habitatu (viz. kap. 4.2.2.) vysvětluje první osa (PC1) 44,22 % variability a druhá osa (PC2) 20,73 % variability. Cílem bylo zjistit, které proměnné korelují s PC1 a PC2 a souvisejí pravděpodobně s environmentálními faktory a se socialitou, a interpretovat tedy charakter osy PC1, jež vysvětluje nejvíce variability.

Osa PC1 byla interpretována jako gradient rozdělující habitaty podle vlhkosti a teploty (záporná čísla sucho a chlad, sucho a teplo, kladná čísla teplo a vlhko). Souvislost PC1 a PC2 se stupněm sociality byla testována pomocí neparametrické Spearmanovy korelace. PC1 nekoreluje s logaritmem velikosti skupiny ($R^2=0,0384$; $r=0,1960$; $p=0,2665$). Ani osa PC2, jež byla interpretována jako faktor rozdělující habitaty podle klimatu (kladná čísla tropický vlhký, záporná čísla aridní), nekoreluje s logaritmem velikosti skupiny ($R^2=0,0153$; $r=0,1237$; $p=0,4858$).

Bylo zjištěno, že druhy obývající sušší či chladnější oblasti mají širší ekologickou valenci počítanou jako odmocnina verzatility (neparametrická Spearmanova korelace $R^2=0,7068$; $r=0,8407$; $p<0,0001$). Slabší vztah byl objeven i u druhů obývajících vlhčí oblasti (neparametrická Spearmanova korelace $R^2=0,1529$; $r=0,3911$; $p=0,0060$) (viz Fig. 7).

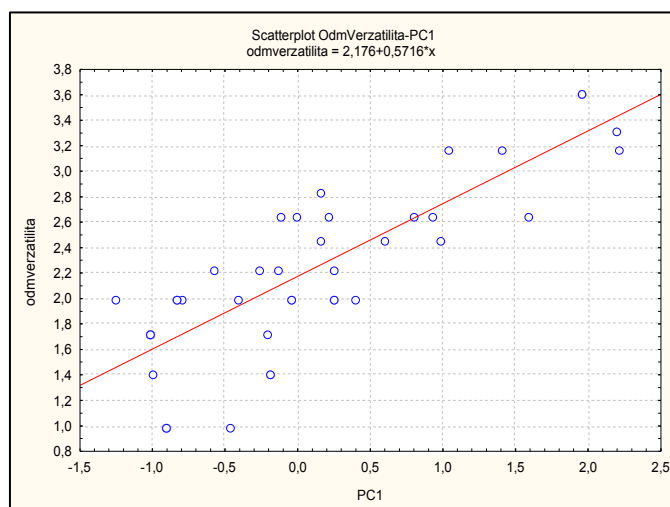


Fig. 7: Korelace mezi osou PC1 a odmocninou verzatility.

4.2.2.2. Proměnné (vybrané reprodukční parametry) související se socialitou

Nefylogenetickou statistickou metodou byl objeven silný vztah mezi maximální velikostí vrhu a logaritmem velikosti skupiny (neparametrická Spearmanova korelace $R^2=0,5976$; $r=0,7730$; $p<0,0001$) (viz Fig. 8). Některé solitérní druhy mají větší vrhy než by odpovídalo stupni jejich sociality (např. *Paracynictis selousi*, *Ichneumia albicauda*, *Dologale dybowski*, *Herpestes auropunctatus*). Toto platí i pro sociální druh surikata *Suricata suricatta*. Naopak některé sociální druhy (mangusta tmavá *Crossarchus obscurus*) i solitérní druhy (*Bdeogale nigripes*, *Galerella flavescens*) mají vrhy menší, než by odpovídalo jejich stupni sociality.

Neparametrickou Spearmanovou korelací nebyl zjištěn signifikantní vztah mezi socialitou a odmocninou verzatility ($R^2=0,0409$; $r=-0,2022$; $p=0,2515$).

Nebyl objeven ani žádný signifikantní vztah mezi PC1 a velikostí vrhu (Spearmanova neparametrická korelace $R^2=0,0027$; $r=-0,0521$; $p=0,7963$) ani PC2 a velikostí vrhu (Spearmanova neparametrická korelace $R^2=0,0166$; $r=-0,1288$; $p=0,5219$).

Neparametrickou Spearmanovou korelací v programu R (R-Development-Core-Team 2012) bylo odhaleno, že vztah mezi logaritmem velikosti skupiny a průměrnou délkou březosti u promyskovitých, pro něž o těchto parametrech existují spolehlivé údaje, je nesignifikantní ($r=-0,4943$;

$p=0,1222$). Do této analýzy bylo kvůli nedostupnosti dat zahrnuto 11 druhů čeledi promykovitých. Stejnou metodou nebyla zjištěn ani signifikantní vztah mezi logaritmem maximální velikosti skupiny a průměrnou délkou laktace ($r=-0,6769$; $p=0,0652$). Do této analýzy bylo kvůli neexistenci dat zahrnuto 8 druhů čeledi promykovitých. Kvůli nedostatku věrohodných údajů tyto parametry nebyly testovány fylogeneticky.

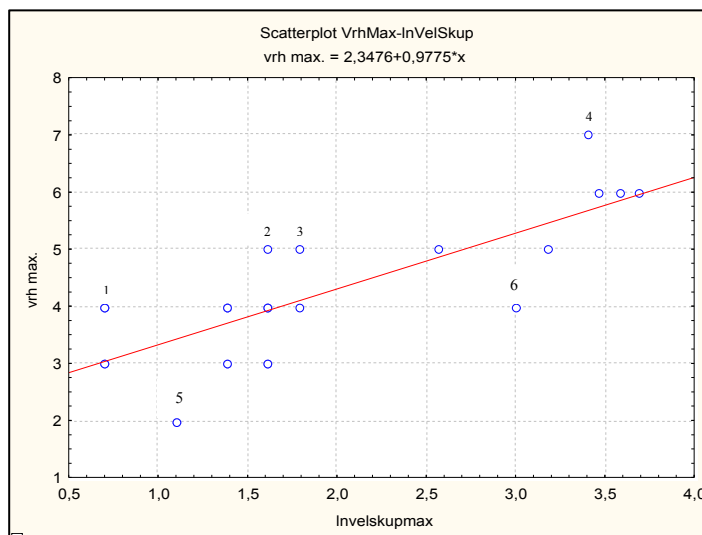


Fig. 8: Korelace mezi maximální velikostí vrhu a logaritmem maximální velikosti skupiny. 1 - *Paracynictis selousi*, *Ichneumia albicauda*, *Herpestes javanicus*; 2 - *Dologale dybowskii*; 3 - *Herpestes auropunctatus*; 4 - *Suricata suricatta*; 5 - *Bdeogale nigripes*, *Galerella flavescens*; 6 - *Crossarchus obscurus*.

4.2.3. Fylogenetická analýza v programu Compare

Felsensteinova metoda nezávislých kontrastů (Felsenstein 1985) slouží k odfiltrování vlivu fylogeneze ze sledovaných proměnných jako je velikost vrhu a socialita. V této tzv. fylogenetické analýze, která byla provedena pro všechny vybrané čeledi v programu Compare 4.6b (Martins 2004) metodou Korelační koeficient z regresního modelu s nuceným počátkem v nule (*Regression through origin as implemented in multiple regression module of Statistica 7.0*), nebyla korelace mezi maximální velikostí vrhu a logaritmem velikosti skupiny oproti statistické analýze signifikantní ($R^2=0,175$; $r=0,4188$; $p=0,2922$), jelikož fylogenetické analýzy jsou schopny odfiltrovat efekt podobnost příbuznějších druhů. Zdá se, že za tento efekt může vysoký počet mládřat ve vrhu, který se objevil v jediném monofylu, který je silně sociální (Hyaenidae, např. *Crocota* maximální velikost skupiny 80 jedinců). Fylogenetická analýza pro čeleď Herpestidae bez outgroups nebyla provedena kvůli podkritické velikosti množství nodů. Byla provedena pouze analýza statistická.

4.2.4. Závislost sociality na vybraných faktorech testovaná Pagelovou analýzou

Závislost sociality na vybraných faktorech (viz níže) byla testována pomocí korelační metody (Pagel 1994) v programu Mesquite 2.74, která používá pravděpodobnost k testování nezávislosti vývoje dvou binárních znaků (Maddison and Maddison 2010). Předpokladem statistické signifikance je provedení alespoň 1000 simulací, p-hodnota $<0,05$ a difference (DF) vyšší než 4

(Maddison and Maddison 2010). Jednotlivé proměnné byly zakódovány vždy tak, aby nabývaly dvou hodnot, jak to vyžadují parametry Pagelovy korelační analýzy (Pagel 1994):

1. alopARENTÁLNÍ péče – 0 nepřítomna, 1 přítomna
2. habitat – 0 uzavřený, 1 otevřený
3. tropy (majoritní výskyt druhů v oblastech zahrnutých do skupiny 1 v PCA) – 0 neobývá, 1 obývá
4. chladné oblasti (majoritní výskyt druhů v oblastech zahrnutých do skupiny 2 v PCA) – 0 neobývá, 1 obývá
5. suché oblasti (majoritní výskyt druhů v oblastech zahrnutých do skupiny 3 v PCA) – 0 neobývá, 1 obývá

Testovaná nulová hypotéza byla, že socialita měla nezávislý vývoj na alopARENTÁLNÍ péči. p-hodnota ($p < 0,0001$) i difference ($DF = 12,219$) vyšly průkazně. Nulovou hypotézu tedy zamítáme a předpokládáme, že vývoj sociality a alopARENTÁLNÍ péče může mít souvislost.

Další testovanou byla nulová hypotéza, že vývoj sociality nesouvisel s obývaným habitatem. Na základě příliš vysoké p-hodnoty ($p = 0,304$) a příliš nízké difference ($DF = 0,985$) nulovou hypotézu nezamítáme a socialita a obývaný habitat tedy mohou být nezávislé.

Třetí testovanou nulovou hypotézou byla hypotéza o nezávislosti vývoje sociality v tropických oblastech. Kvůli příliš vysoké p-hodnotě ($p = 0,288$) a příliš nízké diferenci ($DF = 1,773$) se i v tomto případě ukazuje na možnou nezávislost těchto veličin.

Dále jsme testovali nulovou hypotézu, že vývoj sociality nesouvisel s výskytem v chladných podmínkách. Na základě průkazné p-hodnoty ($p < 0,0001$), ale nízké difference ($DF = 3,9$) nulovou hypotézu zamítáme a tvrdíme, že by vývoj sociality mohl záviset na obývání chladných podmínek.

Poslední testovanou nulovou hypotézou byla o nezávislosti vývoje sociality v suchých oblastech. Kvůli příliš vysoké p-hodnotě ($p = 0,434$) a příliš nízké diferenci ($DF = 0,351$) nulovou hypotézu nezamítáme a předpokládáme, že vývoj sociality a obývání suchých podmínek mohly být nezávislé.

4.3. Diskuze

Za použití fylogeneticky informovaných metod byly rekonstruovány ancestrální stavy obývaných habitatů, přítomnosti či nepřítomnosti alopARENTÁLNÍ péče a stupně sociality na nodech sdružujících vybrané čeledi Prionodontidae, Hyaenidae, Eupleridae a Herpestidae. Společný předek všech testovaných čeledí pravděpodobně obýval uzavřený habitat, byl soliterní a nevykazoval alopARENTÁLNÍ péči. Tento výsledek odpovídá obecně přijímané hypotéze o vývoji soliterního předka šelem k sociálně pokročilejším formám, která ovšem zatím nebyla podpořena empirickými daty (Dalerum 2007). Společný předek čeledí Hyaenidae, Eupleridae a Herpestidae a Eupleridae a Herpestidae podle našich výsledků obýval otevřené habitaty, byl soliterní a nevykazoval alopARENTÁLNÍ

péči. Bazální promykovité šelmy podle naší analýzy naopak obývaly otevřený habitat, byly však solitérní a také nevykazovaly aloporentální péči.

Solitérnost a absence aloporentální péče odpovídá výsledkům práce Veron et al. (2004), která se původem sociality u promykovitých zabývá. Na rozdíl od Veron et al. (2004), kteří jako ancestrální prostředí promykovitých předpokládali uzavřený habitat, však naše analýza ukázala, že promykovití ancestrálně obývali otevřený habitat. Tento nesoulad může být způsoben tím, že jsme v této práci habitaty klasifikovali podrobněji, než jak byly klasifikované v práci Veron et al. (2004), a do analýzy bylo zahrnuto více druhů. Jelikož předpokládáme, že otevřený habitat je z hlediska predace rizikovější (viz kap. 3.1.), naše výsledky naznačují, že již v době vzniku čeledi promykovitých (raný miocén 21,8 mil. let \pm 3,6 S.E.) museli existovat predátoři ohrožující tehdejší promykovité, jejichž vliv byl výraznější v otevřených habitatech.

Při určování proměnných ovlivňujících stupeň sociality souvisejících s environmentálními faktory nebyl odhalen žádný významný vztah. Logaritmus velikosti skupiny nekoreluje s osou PC1, kterou jsme interpretovali jako faktor rozdělující habitaty podle vlhkosti a teploty (záporná čísla sucho a chlad, sucho a teplo, kladná čísla teplo a vlhko), ani s osou PC2 interpretovanou jako faktor rozdělující habitaty podle klimatu (kladná čísla tropický vlhký, záporná čísla aridní). Byla ovšem objevena silná korelace mezi verzatilitou druhů (vyjadřovanou součtem klimatických podmínek, ve kterých se mohou vyskytovat), a osou PC1. Verzatilita je proměnná velmi dobře charakterizující druhy a jejich habitatové nároky. 44,22 % variability PC1 vysvětluje právě verzatilita. Namísto syntetických proměnných tedy stačí teoreticky zjistit verzatilitu druhu a její korelace s osou PC1 je silná, PC1 tedy může být považována i za verzatilitu.

Při určování proměnných ovlivňujících stupeň sociality souvisejících s behaviorálními faktory byl objeven silný vztah mezi maximální velikostí vrhu a logaritmem maximální velikosti skupiny. Fylogenetická korelace (Martins 2004) mezi maximální velikostí vrhu a logaritmem velikosti skupiny však vyšla mnohem slabší než korelace statistická. Fylogenetická korelace ke zjištění korelačního koeficientu neužívá číselné parametry, ale tzv. nezávislé kontrasty mezi nejpříbuznějšími druhy a číselnými parametry. Fylogenetické korelace obvykle vychází slabší než korelace statistické, protože je v nich odfiltrována fylogeneze. Korelace není posílena efektem podobnosti mezi příbuznými druhy, ale vyjadřuje pouze závislost dvou proměnných bez ohledu na příbuznosti.

Logaritmus maximální velikosti skupiny u promykovitých podle naší analýzy nesouvisel s jinými parametry souvisejícími s reprodukcí: průměrnou délkou březosti a průměrnou délkou laktace. Tento výsledek byl pravděpodobně způsoben velmi malým vzorkem testovaných druhů, protože pro většinu druhů neexistují spolehlivé údaje o délce březosti a délce laktace. Vztah mezi velikostí skupiny a délkou březosti jsme testovali pro 11 druhů, vztah mezi velikostí skupiny a délkou laktace pro 8 druhů promykovitých. Prostým porovnáním velikosti skupiny a délky březosti a laktace je však možné zjistit, že sociální druhy mívají březost i laktaci delší (např. u surikaty *Surikata suricatta* (Mungotinae): maximální velikost skupiny 30 jedinců, průměrná délka březosti 35 dní,

průměrná délka laktace 1 měsíc; u sociální mangusty tmavé *Crossarchus obscurus* (Mungotinae): maximální velikost skupiny 20 jedinců, průměrná délka březosti 29 dní, průměrná délka laktace 0,5 měsíce; u promyky bažinné *Atlatx paludinosus* (Herpestinae): maximální velikost skupiny 5 jedinců, průměrná délka březosti 75 dní, průměrná délka laktace 2,5 měsíce; u mangusty liščí *Cynictis penicillata* (Herpestinae): maximální velikost skupiny 13 jedinců, průměrná délka březosti 61 dní, průměrná délka laktace 1,5 měsíce) (Wilson et al. 2009).

Pagelova analýza (Pagel 1994) počítá pravděpodobnost nezávislosti vývoje dvou znaků. Testováno bylo několik hypotéz o vztahu mezi vývojem sociality a jiným znakem. Byl potvrzen závislý vývoj sociality a alopARENTÁLNÍ péče, což ovšem není překvapivé, jelikož tyto dva znaky mají stejný výskyt na fylogenetickém stromě, alopARENTÁLNÍ péče je jeden z rysů sociálních skupin a vývoj alopARENTÁLNÍ péče není možný u solitérních druhů. Vztah mezi vývojem sociality a habitatu však překvapivě potvrzen nebyl. Tento výsledek je v rozporu s hypotézou Rood (1986), která předpokládá vznik sociality u promykovitých poté, co začali obývat otevřený habitat. Veron et al. (2004) předpokládají vznik sociality v lesních habitatech, které jsou charakteristické pro tropické oblasti, ale naše analýza toto nepotvrdila. Nebyl prokázán ani vztah mezi vývojem sociality a suchými podmínkami, ale pro nás překvapivě byl potvrzen vývoj sociality a chladné podmínky. Tento poznatek odpovídá hypotéze Madison (1984) o výhodě sociality z hlediska snížených nákladů na termoregulaci. V tomto případě je ale tento jev ovšem způsoben tím, že v chladných oblastech se z testovaných skupin majoritně vyskytují pouze hyenovití.

Nebylo potvrzeno, že socialitu modulují environmentální faktory. Souvislost se socialitou byla odhalena u alopARENTÁLNÍ péče a některých reprodukčních parametrech. Reprodukční parametry, které se zdály být predispozicí sociality (velikost vrhu, délka březosti a délka laktace), ovšem nepovažujeme za predispozice, ale za důsledky sociality. Velikost vrhu, a předpokládáme, že ani délka březosti a délka laktace (tyto parametry fylogeneticky testovány nebyly kvůli nedostatku věrohodných údajů), totiž není po odfiltrování fylogeneze se socialitou korelována. Vzhledem k tomu, že ke zvětšení vrhu došlo pouze v jedné linii (Mungotinae), lze tedy zvýšení velikosti vrhu považovat nikoliv za predispozici, ale za následek přechodu k těsnější sociální struktuře.

Naše práce tedy vyvrátila některé hypotézy, které o důvodech přechodu k socialitě u promykovitých existují, ale zároveň vytvořila nové otázky, na které je třeba se zaměřit. Socialita vznikla několikrát nezávisle na sobě (v rámci podčeledi Mungotinae a u mangusty liščí *Cynictis penicillata*), ale důvody tohoto přechodu stále zůstávají nejasné.

Stupeň sociality u čeledi Herpestidae by mohla modulovat predace (viz kap. 1.). V této práci jsme predaci byli schopni kvantifikovat pouze nepřímo, pomocí otevřenosti a uzavřenosti habitatu. Parametr predace jsme nemohli změřit ani o něm neexistují údaje, které bychom mohli využít. Problémem ovšem je nekonzistentnost efektu predace v různých habitatech. Zatímco v otevřených habitatech predace zvýhodňuje shlukování do skupin (např. u savanových pakoní žíhaných

Connochaetes taurinus (Kingdon 1989)), v habitatech uzavřených je naopak výhodnější skupiny netvořit a tedy nebýt nápadný (např. u lesního dikdika Kirkova *Madoqua kirkii* (Kingdon 1982)).

Z mnoha zdrojů jsme se snažili objevit kvalitativní rozdíly mezi sociálními organizacemi u různých druhů promykovitých a mezi sebou je porovnat. Systém je ovšem u všech druhů velmi podobný a existují pouze variace na základní model u různých fylogenetických skupin. Kvalitativní rozdíly mezi stupni sociality jsou velmi malé a ani v různých habitatech se socialita prakticky neliší.

Socialita vznikla u promykovitých vícekrát v různých fylogenetických liniích i různých typech prostředí. I v případě, že se charakter tohoto prostředí změnilo, se socialita dále udržela. Zdá se tedy, že socialita na žádném z testovaných environmentálních faktorů nezávisí. Mohla by ale být způsobena faktory, které jsme v práci kvůli neexistenci dat netestovali, například rozdíly v distribuci potravy a jejím shánění (Krebs 1993). Sociální druhy, pokud existují doklady, jsou migratorní, nejsou tedy závislé na rychlosti obnovování zdroje potravy (Wilson et al. 2009). V případě, že živočich za potravou cestuje, se může shlukovat do societ, aniž by hrozilo vyhubení veškeré kořisti. Živočich, který nemigruje, musí být soliterní, aby neohrozil existenci své potravy nadměrným lovem. ((Rood 1986) v (Veron et al. 2004)). Rychlost obnovování zdrojů v souvislosti s mírou teritoriality byla studována podrobně i u některých ptáků (např. u konipase bílého *Motacilla alba* (Davies and Houston 1981)). Způsob vyhledávání potravy a obnovování zdrojů může být klíčovým faktorem, na nějž by se studie o socialitě promykovitých mohly v budoucnu zaměřit.

5. Závěr

Ačkoli je většina čeledí řádu šelem (Carnivora) solitérní, některé čeledi se vyznačují tvorbou societ s více či méně propojenými vztahy mezi jedinci. V rámci čeledi promykovitých (Herpestidae) rozlišujeme druhy žijící v párech (případně s mláďaty), a druhy žijící ve skupinách čítajících až 40 členů. Ačkoliv existuje několik studií o socialitě této čeledi, je nejasné, jaké faktory do jaké míry ovlivňují stupeň sociality promykovitých.

V práci jsme testovali vybrané environmentální (charakteristiky habitatu klasifikované do tří skupin: podle klimatických podmínek, faktorů snižující počty habitatů na tři skupiny a otevřenosti habitatu) a behaviorální faktory (velikost skupiny, velikost vrhu) a jejich vliv na stupeň sociality. Zjistili jsme, že největší vliv na faktor rozděluje habitaty podle vlhkosti a teploty má verzatilita (počet klimatických oblastí, které je druh schopen obývat).

Kvalitativní rozdíly mezi stupni sociality jsou velmi malé a v různých habitatech se socialita prakticky neliší. Zjistili jsme, že velikost sociální skupiny promykovitých pravděpodobně není ovlivňována klimatickými podmínkami ani typem habitatu. Oproti tomu jsme objevili těsný vztah mezi logaritmem velikosti skupiny a maximální velikostí vrhu. Maximální velikost skupiny souvisí také s délkou březosti a délkou laktace.

Jako ancestrální stavy pro čeleď Herpestidae jsme určili solitérní způsob života bez alopentální péče v otevřeném habitatu. Solitérní způsob života odpovídá obecně přijímaným hypotézám o ancestrálních stavech u čeledi promykovitých, ale život v otevřeném habitatu naše práce navrhuje jako první studie. Pagelovou analýzou jsme potvrdili závislost vývoje sociality a alopentální péče. Navzdory obecně rozšířeným domněnkám však nedokážeme říci, zda vývoj sociality závisel na obývaném habitatu či klimatických podmínkách.

Jako faktor, který by mohl modulovat stupeň sociality, jsme určili predaci nebo limitaci ve zdrojích potravy. Tyto faktory jsme nebyli schopni studovat z důvodu nedostupnosti spolehlivých literárních údajů.

7. Použité zdroje

- Adrian, O., and N. Sachser. 2011. Diversity of social and mating systems in caviies: a review. *Journal of Mammalogy* **92**:39-53.
- Agnarsson, I., M. Kuntner, and L. J. May-Collado. 2010. Dogs, cats, and kin: A molecular species-level phylogeny of Carnivora. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **54**:726-745.
- Alexander, R. D. 1974. The Evolution of Social Behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**:325-383.
- Andrén, H., P. Angelstam, E. Lindström, and P. Widén. 1985. Differences in Predation Pressure in Relation to Habitat Fragmentation: An Experiment. *Oikos* **45**:273-277.
- *Barash, D. P. 1974. The evolution of marmot societies: A general theory. *Science* **185**:415-420.
- *Ben Yaacov, R., and Y. Yom-Tov. 1983. On the biology of the Egyptian Mongoose, *Herpestes ichneumon*, in Israel. *Zeitschrift Fur Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* **48**:34-45.
- Brashares, J. S., and P. Arcese. 2002. Role of Forage, Habitat and Predation in the Behavioural Plasticity of a Small African Antelope. *Journal of Animal Ecology* **71**:626-638.
- *Brown, J. L. 1987. Helping and communal breeding in birds. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Burda, H., R. L. Honeycutt, S. Begall, O. Locker-Grutjen, and A. Scharff. 2000. Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **47**:293-303.
- Butler, S. J., and S. Gillings. 2004. Quantifying the effects of habitat structure on prey detectability and accessibility to farmland birds. *Ibis* **146**:123-130.
- Cant, M. A. 2000. Social control of reproduction in banded mongooses. *Animal Behaviour* **59**:147-158.
- Cant, M. A. 2003. Patterns of helping effort in co-operatively breeding banded mongooses (*Mungos mungo*). *Journal of Zoology* **259**:115-121.
- Cavallini, P. 1993a. Activity of the yellow mongoose (*Cynictis penicillata*) in a coastal area. *Zeitschrift Fur Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* **58**:281-285.
- Cavallini, P. 1993b. Spatial organization of the yellow mongoose (*Cynictis penicillata*) in a coastal area. *Ethology Ecology & Evolution* **5**:501-509.
- *Cavallini, P., and J. A. J. Nel. 1990. The feeding ecology of the Cape grey mongoose, *Galerella pulverulenta* (Wagner 1839) in a coastal area. *African Journal of Ecology* **28**:123-130.
- Cavallini, P., and J. A. J. Nel. 1995. Comparative behavior and ecology of two sympatric mongoose species (*Cynictis penicillata* and *Galerella pulverulenta*). *South African Journal of Zoology-Suid-Afrikaanse Tydskrif Vir Dierkunde* **30**:46-49.
- Chalfoun, A. D., and T. E. Martin. 2009. Habitat structure mediates predation risk for sedentary prey: experimental tests of alternative hypotheses. *Journal of Animal Ecology* **78**:497-503.
- Clutton-Brock, T. 2002. Breeding together: Kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science* **296**:69-72.
- *Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon, and F. E. Guinness. 1982. Competition between female relatives in a matrilineal mammal. *Nature* **300**:178-180.
- Clutton-Brock, T. H., P. N. M. Brotherton, A. F. Russell, M. J. O'Riain, D. Gaynor, R. Kansky, A. Griffin, M. Manser, L. Sharpe, G. M. McIlrath, T. Small, A. Moss, and S. Monfort. 2001a. Cooperation, control, and concession in meerkat groups. *Science* **291**:478-481.
- Clutton-Brock, T. H., D. Gaynor, R. Kansky, A. D. C. MacColl, G. McIlrath, P. Chadwick, P. N. M. Brotherton, J. M. O'Riain, M. Manser, and J. D. Skinner. 1998. Costs of cooperative behaviour in suricates (*Suricata suricatta*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **265**:185-190.
- Clutton-Brock, T. H., D. Gaynor, G. M. McIlrath, A. D. C. MacColl, R. Kansky, P. Chadwick, M. Manser, J. D. Skinner, and P. N. M. Brotherton. 1999a. Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology* **68**:672-683.
- Clutton-Brock, T. H., A. MacColl, P. Chadwick, D. Gaynor, R. Kansky, and J. D. Skinner. 1999b. Reproduction and survival of suricates (*Suricata suricatta*) in the southern Kalahari. *African Journal of Ecology* **37**:69-80.
- Clutton-Brock, T. H., A. F. Russell, and L. L. Sharpe. 2003. Meerkat helpers do not specialize in particular activities. *Animal Behaviour* **66**:531-540.
- Clutton-Brock, T. H., A. F. Russell, and L. L. Sharpe. 2004. Behavioural tactics of breeders in cooperative meerkats. *Animal Behaviour* **68**:1029-1040.
- Clutton-Brock, T. H., A. F. Russell, L. L. Sharpe, P. N. M. Brotherton, G. M. McIlrath, S. White, and E. Z. Cameron. 2001b. Effects of helpers on juvenile development and survival in meerkats. *Science* **293**:2446-2449.
- *Creel, S., D. MacDonald, and J. S. R. C. T. S. a. M. M. Peter J.B. Slater. 1995. Sociality, Group Size, and Reproductive Suppression among Carnivores. Pages 203-257 *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press.

- Creel, S. R., S. L. Monfort, D. E. Wildt, and P. M. Waser. 1991. Spontaneous Lactation Is an Adaptive Result of Pseudopregnancy. *Nature* **351**:660-662.
- Dalerum, F. 2007. Phylogenetic reconstruction of carnivore social organizations. *Journal of Zoology* **273**:90-97.
- Davies, N. B., and A. I. Houston. 1981. Owners and satellites - The economics of territory defence in the pied wagtail, *Motacilla alba*. *Journal of Animal Ecology* **50**:157-180.
- Devereux, C. L., C. U. McKeever, T. G. Benton, and M. J. Whittingham. 2004. The effect of sward height and drainage on Common Starlings *Sturnus vulgaris* and Northern Lapwings *Vanellus vanellus* foraging in grassland habitats. *Ibis* **146**:115-122.
- Dill, L. M., and A. H. G. Fraser. 1984. Risk of predation and the feeding behavior of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **16**:65-71.
- Doolan, S. P., and D. W. Macdonald. 1999. Co-operative rearing by slender-tailed meerkats (*Suricata suricatta*) in the southern Kalahari. *Ethology* **105**:851-866.
- Earle, R. A. 1981. Aspects of the social and feeding behavior of the yellow mongoose (*Cynictis penicillata*). *Mammalia* **45**:143-152.
- Ebensperger, L. A. 2001. A review of the evolutionary causes of rodent group-living. *Acta Theriologica* **46**:115-144.
- Ebensperger, L. A., and D. T. Blumstein. 2006. Sociality in New World hystricognath rodents is linked to predators and burrow digging. *Behavioral Ecology* **17**:410-418.
- Ebensperger, L. A., and H. Cofré. 2001. On the evolution of group-living in the New World cursorial hystricognath rodents. *Behavioral Ecology* **12**.
- Ebensperger, L. A., D. S. Rivera, and L. D. Hayes. 2012. Direct fitness of group living mammals varies with breeding strategy, climate and fitness estimates. *Journal of Animal Ecology* **81**:1013-1023.
- *Emlen, S. T. 1991. Evolution of cooperative breeding in birds and mammals. Pages 301-337 in J. R. Krebs and N. B. Davies, editors. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Emlen, S. T. 1997. Predicting family dynamics in social vertebrates. Pages 228-253 in J. R. Krebs and N. B. Davies, editors. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford.
- Emlen, S. T., and L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* **197**.
- Emlen, S. T., and P. H. Wrege. 1988. The role of kinship in helping decisions among white-fronted bee-eaters. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **23**:305-315.
- Estes, R. D. 1991. *The Behavior Guide to African Mammals: Including Hoofed Mammals, Carnivores, Primates*. University of California Press.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* **125**:1-15.
- Ganem, G., and E. Nevo. 1996. Ecophysiological constraints associated with aggression, and evolution toward pacifism in *Spalax ehrenbergi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **38**:245-252.
- Gaston, A. J. 1978. The Evolution of Group Territorial Behavior and Cooperative Breeding. *The American Naturalist* **112**:1091-1100.
- Gilchrist, J. S. 2004. Pup escorting in the communal breeding banded mongoose: behavior, benefits, and maintenance. *Behavioral Ecology* **15**:952-960.
- Gilchrist, J. S. 2007. Cooperative behaviour in cooperative breeders: Costs, benefits, and communal breeding. *Behavioural Processes* **76**:100-105.
- Google, I. 2013. Google Earth.
- Graw, B., and M. B. Manser. 2007. The function of mobbing in cooperative meerkats. *Animal Behaviour* **74**:507-517.
- Gusset, M. 2007. Banded together: a review of the factors favouring group living in a social carnivore, the banded mongoose *Mungos mungo* (Carnivora : Herpestidae). *Mammalia* **71**:80-82.
- Haltenorth, T., and H. Diller. 1980. A field guide to the mammals of Africa including Madagascar. Collins.
- Hamilton, W. D. 1963. The evolution of altruistic behavior. *American Naturalist* **97**:354-&.
- Hayes, L. D. 2000. To nest communally or not to nest communally: a review of rodent communal nesting and nursing. *Animal Behaviour* **59**:677-688.
- Hays, W. S. T., and S. Conant. 2003. Male social activity in the small Indian mongoose *Herpestes javanicus*. *Acta Theriologica* **48**:485-494.
- Heinsohn, R., and S. Legge. 1999. The cost of helping. *Trends in Ecology & Evolution* **14**:53-57.
- Hodge, S. J. 2005. Helpers benefit offspring in both the short and long-term in the cooperatively breeding banded mongoose. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **272**:2479-2484.
- Hodge, S. J., T. P. Flower, and T. H. Clutton-Brock. 2007. Offspring competition and helper associations in cooperative meerkats. *Animal Behaviour* **74**:957-964.
- *Holt, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* **12**:197-229.
- *Hoogland, J. L. 1995. *The black-tailed prairie dog: Social life of a burrowing mammal*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

- Innes, K. E., and R. E. Johnston. 1996. Cooperative breeding in the white-throated magpie-jay. How do auxiliaries influence nesting success? *Animal Behaviour* **51**:519-533.
- IUCN. The IUCN Red List of the Threatened Species.
- Jamieson, I. G. 1989. Behavioral Heterochrony and the Evolution of Birds' Helping at the Nest: An Unselected Consequences of Communal Breeding? *American Naturalist* **133**:394-406.
- Janssen, A., M. W. Sabelis, S. Magalhaes, M. Montserrat, and T. Van der Hammen. 2007. Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology* **88**:2713-2719.
- Jarvis, J. U. M., M. J. Oriain, N. C. Bennett, and P. W. Sherman. 1994. Mammalian eusociality - a family affair. *Trends in Ecology & Evolution* **9**:47-51.
- Jennings, A. P., A. Zubaid, and G. Veron. 2010. Home ranges, movements and activity of the short-tailed mongoose (*Herpestes brachyurus*) on Peninsular Malaysia. *Mammalia* **74**:43-50.
- Jennions, M. D., and D. W. Macdonald. 1994. Cooperative breeding in mammals. *Trends in Ecology & Evolution* **9**:89-93.
- Johnson, D. D. P., W. Jetz, and D. W. Macdonald. 2002. Environmental correlates of badger social spacing across Europe. *Journal of Biogeography* **29**:411-425.
- Kingdon, J. 1977. *East African Mammals: An Atlas of Evolution in Africa, Volume III, Part A*. Academic Press INC., London.
- Kingdon, J. 1982. *East African Mammals: An Atlas of Evolution in Africa. Volume III., Part C*. Academic Press, London.
- Kingdon, J. 1989. *East African Mammals: An Atlas of Evolution in Africa, Volume III, Part C*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Kokko, H., R. A. Johnstone, and T. H. Clutton-Brock. 2001. The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **268**:187-196.
- Kotler, B. P., and J. S. Brown. 1988. Environmental Heterogeneity and the Coexistence of Desert Rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* **19**:281-307.
- Kotler, B. P., J. S. Brown, and O. Hasson. 1991. Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation. *Ecology* **72**:2249-2260.
- Krause, J., and J. G. J. Godin. 1995. Predator preferences for attacking particular prey group sizes: consequences for predator hunting success and prey predation risk. *Animal Behaviour* **50**:465-473.
- Krebs, J. R. 1993. *An Introduction to Behavioural Ecology*. in K. J.R. and D. N.B., editors. Blackwell, Malden.
- Kruuk, H. 1978. Foraging and Spatial Organisation of the European Badger, *Meles meles* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **4**:75-89.
- Kruuk, H., and T. Parish. 1982. Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles*. *Journal of Zoology* **196**:31-39.
- Kunc, H. P., J. R. Madden, and M. B. Manser. 2007. Begging signals in a mobile feeding system: The evolution of different call types. *American Naturalist* **170**:617-624.
- Kutsukake, N., and T. H. Clutton-Brock. 2006. Social functions of allogrooming in cooperatively breeding meerkats. *Animal Behaviour* **72**:1059-1068.
- Leonard, M. L., A. G. Horn, and S. F. Eden. 1989. Does Juvenile Helping Enhance Breeder Reproductive Success? A Removal Experiment on Moorhens. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **25**:357-361.
- Lima, S. L., T. J. Valone, and T. Caraco. 1985. Foraging efficiency - predation risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behaviour* **33**:155-165.
- MacDonald, D. W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* **301**:379-384.
- Maddison, W. P., and D. R. Maddison. 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis.
- *Madison, D. M. 1984. Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents. Pages 267-274 in J. F. Merritt, editor. *Winter ecology of small mammals*. Carnegie Museum of Natural History, Special Publication 10.
- Manning, C. J., D. A. Dewsbury, E. K. Wakeland, and W. K. Potts. 1995. Communal nesting and communal nursing in house mice, *Mus musculus domesticus*. *Animal Behaviour* **50**:741-751.
- Manser, M. B., R. M. Seyfarth, and D. L. Cheney. 2002. Suricate alarm calls signal predator class and urgency. *Trends in Cognitive Sciences* **6**:55-57.
- Mares, R., A. J. Young, and T. H. Clutton-Brock. 2012. Individual contributions to territory defence in a cooperative breeder: weighing up the benefits and costs. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **279**:3989-3995.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation and nest sites. *Bioscience* **43**:523-532.
- Martins, E. P. 2004. COMPARE. Computer programs for the statistical analysis of comparative data. Page Distributed by the author at <http://compare.bio.indiana.edu/>. Department of Biology, Indiana University, Bloomington IN.
- McCracken, G. F. 1984. Communal Nursing in Mexican Free-Tailed Bat Maternity Colonies. *Science* **223**:1090-1091.

- *Metcalfé, N. B. 1984. The effects of habitat on the vigilance of shorebirds - is visibility important? *Animal Behaviour* **32**:981-985.
- Mittelbach, G. G. 1988. Competition Among Refuging Sunfishes and Effects of Fish Density on Littoral Zone Invertebrates. *Ecology* **69**:614-623.
- Nel, J. A. J., and O. B. Kok. 1999. Diet and foraging group size in the yellow mongoose: a comparison with the suricate and the bat-eared fox. *Ethology Ecology & Evolution* **11**:25-34.
- O'Donnell, S. 1998. Reproductive caste determination in eusocial wasps (Hymenoptera : Vespidae). *Annual Review of Entomology* **43**:323-346.
- Pagel, M. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **255**:37-45.
- Patou, M.-L., P. A. McLenachan, C. G. Morley, A. Couloux, A. P. Jennings, and G. Veron. 2009. Molecular phylogeny of the Herpestidae (Mammalia, Carnivora) with a special emphasis on the Asian Herpestes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **53**:69-80.
- Peel, M. C., B. L. Finlayson, and T. A. McMahon. 2007. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* **11**:1633-1644.
- *Pulliam, H. R., and T. Caraco. 1984. Living in Groups: is there an optimal group size? Pages 122-147 in J. R. Krebs and N. B. Davies, editors. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- R-Development-Core-Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- *Rasa, O. A. E. 1976. Invalid care in dwarf mongoose (*Helogale undulata rufula*). *Zeitschrift Fur Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology* **42**:337-342.
- Rasa, O. A. E. 1983. Dwarf mongoose and hornbill mutualism in the Taru desert, Kenya. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **12**:181-190.
- Reyer, H.-U. 1984. Investment and relatedness: A cost/benefit analysis of breeding and helping in the pied kingfisher (*Ceryle rudis*). *Animal Behaviour* **32**:1163-1178.
- *Rood, J. P. 1983. The social system of the dwarf mongoose. Pages 454-488 in J. F. Eisenberg and D. G. Kleiman, editors. *Advances in the Study of Mammalian Behavior Spec. Publ 7*. American Society of Mammalogist.
- *Rood, J. P. 1986. Ecology and social evolution in the mongooses. Pages 131-152 in D. I. Rubenstein and R. W. Wrangham, editors. *Ecological Aspects of Social Evolution: Birds and Mammals*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Rood, J. P. 1989. Male associations in a solitary mongoose. *Animal Behaviour* **38**:725-728.
- *Roth, C. 1988. *Leptoplesictis Major 1903 (Mammalia, Carnivora, Viverridae) aus dem Orlanium und Astaracium/Miozän von Frankreich und Deutschland*. *Paläontologische Zeitschrift* **62**:333-343.
- Roulin, A., and P. Heeb. 1999. The immunological function of allosuckling. *Ecology Letters* **2**:319-324.
- Russell, A. F., T. H. Clutton-Brock, P. N. M. Brotherton, L. L. Sharpe, G. M. McIlrath, F. D. Dalerum, E. Z. Cameron, and J. A. Barnard. 2002. Factors affecting pup growth and survival in co-operatively breeding meerkats *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology* **71**:700-709.
- *Savage, R. J. G. 1978. Carnivora. Pages 249-267 in V. J. Maglio and H. B. S. Cooke, editors. *Evolution of African Mammals*. Harvard University Press, Cambridge.
- Sharpe, L. L., A. S. Joustra, and M. I. Cherry. 2010. The presence of an avian co-forager reduces vigilance in a cooperative mammal. *Biology Letters* **6**:475-477.
- Sih, A. 1982. Foraging strategies and the avoidance of predation by an aquatic insect, *Notonecta hoffmanni*. *Ecology* **63**:786-796.
- Silk, J. B. 2007. The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **362**:539-559.
- Simberloff, D., T. Dayan, C. Jones, and G. Ogura. 2000. Character displacement and release in the small Indian mongoose, *Herpestes javanicus*. *Ecology* **81**:2086-2099.
- *Solomon, N. G., and J. A. French. 1997. *Cooperative Breeding in Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge.
- *Solomon, N. G., and L. L. Getz. 1997. Examination of Alternative Hypotheses for Cooperative Breeding in Rodents. Pages 199-230 in N. G. Solomon and J. A. French, editors. *Cooperative Breeding in Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge.
- StatSoft, I. 2011. STATISTICA (data analysis software system).
- Taraborelli, P., and P. Moreno. 2009. Comparing composition of social groups, mating system and social behaviour in two populations of *Microcavia australis*. *Mammalian Biology* **74**:15-24.
- *Taylor, M. E., and A. E. Dunham. 2009. *Liberiictis kuhni* in J. S. Kingdon and M. Hoffmann, editors. *The mammals of Africa*. Academic Press, Amsterdam.
- Veron, G., M. Colyn, A. E. Dunham, P. Taylor, and P. Gaubert. 2004. Molecular systematics and origin of sociality in mongooses (Herpestidae, Carnivora). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **30**:582-598.

- Vidya, T. N. C., Z. Balmforth, A. Le Roux, and M. I. Cherry. 2009. Genetic structure, relatedness and helping behaviour in the yellow mongoose in a farmland and a natural habitat. *Journal of Zoology* **278**:57-64.
- Waser, P. M., and M. S. Waser. 1985. *Ichneumia albicauda* and the evolution of viverrid gregariousness. *Zeitschrift Fur Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology* **68**:137-151.
- Werner, E. E., J. F. Gilliam, D. J. Hall, and G. G. Mittelbach. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* **64**:1540-1548.
- Whittingham, M. J., and K. L. Evans. 2004. The effects of habitat structure on predation risk of birds in agricultural landscapes. *Ibis* **146**:210-220.
- Wilson, D. E., R. A. Mittermeier, and P. Cavallini. 2009. *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*. Lynx, Barcelona.
- 't Mannetje, L. 2007. Climate change and grasslands through the ages: an overview. *Grass and Forage Science* **62**:113-117.

pozn.: *označeny sekundární citace

6. Přílohy

Tab. 1: Köppen-Geigerova klimatická klasifikace.

1.	2.	3.	Popis	Kritéria
A			Tropický	$T_{\text{chladný}} \geq 18$
	f		- Deštný les	$P_{\text{suchý}} \geq 60$
	m		- Monzunový	ne (Af) & $P_{\text{vlhký}} \geq 100 - \text{MAP}/25$
	w		- Savana	ne (Af) & $P_{\text{vlhký}} < 100 - \text{MAP}/25$
B			Aridní	$\text{MAP} < 10 \times P_{\text{práh}}$
	W		- Poušť	$\text{MAP} < 5 \times P_{\text{práh}}$
	S		- Step	$\text{MAP} \geq 5 \times P_{\text{práh}}$
		h	- Horká	$\text{MAT} \geq 18$
		k	- Chladná	$\text{MAT} < 18$
C			Temperátní	$T_{\text{teplý}} > 10$ & $0 < T_{\text{studený}} < 18$
	s		- Suché léto	$P_{\text{lsuchý}} < 40$ & $P_{\text{lsuchý}} < P_{\text{zsuchý}}/3$
	w		- Suchá zima	$P_{\text{zsuchý}} < P_{\text{vlhký}}/10$
	f		- Bez suchého období	ne (Ds) ani (Dw)
		a	- Horké léto	$T_{\text{horký}} > 22$
		b	- Teplé léto	ne (a) & $T_{\text{měsíc10}} \geq 4$
		c	- Chladné léto	ne (a, b) & $1 \leq T_{\text{měsíc10}} < 4$

pozn.: MAP = průměrná roční precipitace (mean annual precipitation), MAT = průměrná roční teplota (mean annual temperature), $T_{\text{horký}}$ = teplota nejteplejšího měsíce, $T_{\text{chladný}}$ = teplota nejchladnějšího měsíce, $T_{\text{měsíc10}}$ = počet měsíců, kdy je teplota vyšší než 10°C , $P_{\text{suchý}}$ = precipitace nejsuššího měsíce, $P_{\text{lsuchý}}$ = precipitace nejsuššího měsíce v létě, $P_{\text{zsuchý}}$ = precipitace nejsuššího měsíce v zimě, $P_{\text{vlhký}}$ = precipitace nejvlhčího měsíce, $P_{\text{vlhký}}$ = precipitace nejvlhčího měsíce v létě, $P_{\text{zvlhký}}$ = precipitace nejvlhčího měsíce v zimě, $P_{\text{práh}}$: liší se podle následujících pravidel: když se 70 % MAP vyskytuje v létě, pak $P_{\text{práh}} = 2 \times \text{MAT}$, když se 70 % MAP vyskytuje v zimě, pak $P_{\text{práh}} = 2 \times \text{MAT} + 28$, jinak $P_{\text{práh}} = 2 \times \text{MAT} + 14$. Léto (zima) definované jako teplejší (chladnější) šestiměsíční období (IV-IX a X-III).

Tab. 2: Čeleď Herpestidae, obývané klimatické podmínky a verzatilita (verz.) druhů.

	Af	Am	Aw	BWh	BWk	BSh	BSk	Csa	Csb	Cwa	Cwb	Cfa	Cfb	verz.
<i>Atilax paludinosus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	13
<i>Bdeogale crassicauda</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	4
<i>Bdeogale jacksoni</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	5
<i>Bdeogale nigripes</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Crossarchus alexandri</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Crossarchus ansorgei</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Crossarchus obscurus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Crossarchus platycephalus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Cynictis penicillata</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	7
<i>Dologale dybowski</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Galerella flavescens</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	4
<i>Galerella ochracea</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Galerella pulverulenta</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	10
<i>Galerella sanguinea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	13
<i>Helogale hirtula</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Helogale parvula</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	6
<i>Herpestes auropunctatus</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	10
<i>Herpestes brachyurus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Herpestes edwardsii</i>	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	6
<i>Herpestes fuscus</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	4
<i>Herpestes ichneumon</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	13
<i>Herpestes javanicus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	4
<i>Herpestes semitorquatus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

pozn.: 0 – neobývá, 1 – obývá. Oblasti Csc, Cwc, Cfc neobývá žádný druh promykovitých, proto nejsou uvedeny.

Verzatilita vyjádřena součtem podmínek, ve kterých se druhy vyskytuje.

Tabulka zkrácena, plná verze k vyžádání u autorky práce: petra.polakova@natur.cuni.cz

Tab. 3: Ekologické faktory čeledi Herpestidae, Prionodontidae, Hyaenidae a Eupleridae. Upraveno podle (Veron et al. 2004), (Wilson et al. 2009), (Haltenorth and Diller 1980), (Kingdon 1977), (Russell et al. 2002).

Druh	H	A	S	VSmin	VSmax	PF	AP	Hp	PMP	Vmin	Vmax	mD	mM	DB	DL
<i>Atilax paludinosus</i>	0 ^b	0 ^a	0 ^a		5 ^b	0 ^a	0 ^a			2 ^b	3 ^b	2400-4100 ^b	78-125 ^b	80 ^b	2-3 ^b
<i>Bdeogale crassicauda</i>	0 ^b	0 ^b	0 ^b		2 ^b							1300-2100 ^b		60 ^b	
<i>Bdeogale jacksoni</i>	0 ^b	0 ^b	0 ^b		4 ^b					1 ^b	4 ^b	2000-3000 ^b			
<i>Bdeogale nigripes</i>	0 ^b	0 ^b	0 ^b		3					1 ^b	2 ^b	2000-4800 ^b			
<i>Crossarchus alexandri</i>	0 ^b	1 ^a	1 ^a		20 ^b	1 ^a	1 ^a					1000-2000 ^b			
<i>Crossarchus ansorgei</i>	0 ^b	1 ^b	1 ^b		20 ^b							600-1500 ^b		50-63 ^b	
<i>Crossarchus obscurus</i>	0 ^b	1 ^a	1 ^a		20 ^b	1 ^a	1 ^a			2 ^b	4 ^b	450-1000 ^b			1 ^b
<i>Crossarchus platycephalus</i>	0 ^b	1 ^b	1 ^b	10 ^b	24 ^b						5 ^b	500-1500 ^b			
<i>Cynictis penicillata</i>	1 ^b	1 ^a	1 ^a	1 ^b	13 ^b	0 ^a	1 ^a	1 ^b	2 ^b	1 ^b	5 ^b	715-900 ^b		42 ^b	1-2 ^b
<i>Dologale dybowski</i>	1 ^b	1 ^b	0 ^b		6						5 ^b	300-400 ^b			
<i>Galerella flavescens</i>	1 ^b	1 ^b	0 ^b		3 ^b						2 ^b	277-798 ^b		63 ^b	
<i>Galerella ochracea</i>	1 ^b	1 ^b	0 ^b		4						3 ^b	277-799 ^b			
<i>Galerella pulverulenta</i>	0 ^b	1 ^a	0 ^a		5	0 ^a	0 ^a			1 ^b	3 ^b	491-1450 ^b			
<i>Galerella sanguinea</i>	1 ^b	1 ^a	0 ^a		4 ^b	0 ^a	0 ^a			2 ^b	4 ^b	277-798 ^b		70 ^b	2 ^b
<i>Helogale hirtula</i>	1 ^b	1 ^a	1 ^a	5 ^b	40 ^b	1 ^a	1 ^a			2 ^c	6 ^c	220-354 ^b			
<i>Ichneumia albicauda</i>	1 ^b	0 ^a	0 ^a		2 ^b	0 ^a	0 ^a			1 ^b	4 ^b	2900-5200 ^b			
<i>Liberiictis kuhni</i>	0 ^b	1 ^a	1 ^a		10 ^b	1 ^a						2000-2300 ^b		70 ^b	
<i>Prionodon linsang</i>	0 ^b	0 ^b	0 ^b		3						2 ^b	590-800 ^b	40 ^b		
<i>Crocuta crocuta</i>	0 ^b	0 ^b	1 ^b	10 ^b	80 ^b	1 ^b			2 ^b	1 ^b	3 ^b	45000-86000 ^b	1000 ^b	97-132 ^d	13-14 ^b
<i>Cryptoprocta ferox</i>	0 ^b	0 ^b	0 ^b		7					2 ^b	6 ^b	5500-8600 ^b	100 ^b	40-50 ^b	
<i>Fossa fossana</i>	1 ^b	0 ^b	0 ^b		2						1 ^c	1300-1900 ^b	100 ^b	80-89 ^b	2,5 ^b

Pozn.: H – habitat (0 - uzavřený/1 - otevřený), A – aktivita (0 - noční/1 - denní), S – socialita (0 - soliterní/1 - sociální), VSmin/VSmax – minimální/maximální velikost skupiny, PF – pack foraging (shánění potravy ve skupinách) (0 - ne/1 - ano), AP – alopARENTální péče (0 - ne/1 - ano), Hp – helpers (0 - chybí, 1 - jen příbuzní jedinci, 2 - i nepříbuzní jedinci), PMP – počet množících se párů (1 - jeden, 2 - více), Vmin./Vmax – minimální/maximální velikost vrhu, mD – hmotnost dospělého (gramy), mM – hmotnost mláděte (gramy), DB – délka březosti (dny), DL – délka laktace (měsíce).

V případě, že se nám nepodařilo dohledat údaje v literatuře, do tabulky jsme neuváděli nic, pouze v případě maximální velikosti skupiny jsme u soliterních druhů doplnili údaj rovnající se (Vmax+1), pokud byl údaj Vmax znám.

Zdroje: ^(a) - (Veron et al. 2004), ^(b) - (Wilson et al. 2009), ^(c) - (Haltenorth and Diller 1980), ^(d) - (Kingdon 1977), ^(e) - (Russell et al. 2002).

Tabulka zkrácena, plná verze k vyžádání u autorky práce: petra.polakova@natur.cuni.cz